

VERGLEICHEND ANATOMISCHE UND HISTOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN ZUR ADAPTIVEN RADIATION
DES VERDAUUNGSTRAKTES BEI SCHLANGEN

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
Herbert Billing
von Flurlingen ZH

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler,
Zoologisches Museum der Universität Zürich

Zürich 1987
Zentralstelle der Studentenschaft



VERGLEICHEND ANATOMISCHE UND HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR ADAPTIVEN RADIATION DES VERDAUUNGSTRAKTES BEI SCHLANGEN

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
Herbert Billing
von Flurlingen ZH

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler,
Zoologisches Museum der Universität Zürich

Zürich 1987
Zentralstelle der Studentenschaft



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1.	Einleitung	1
2.	Material und Methoden	4
3.	Resultate	8
3.1.	Allgemeine viscerale Anatomie	8
3.2.	Gliederung des Verdauungstraktes	9
3.3.	Oesophagus	12
3.3.1.	Grobmorphologie	12
3.3.2.	Mikroskopisch-anatomischer Bau	13
3.3.3.	pH-Werte	17
3.3.4.	Diskussion	17
3.4.	Magen	21
3.4.1.	Grobmorphologie	21
3.4.2.	Mikroskopisch-anatomischer Bau	23
3.4.3.	pH-Werte	27
3.4.4.	Diskussion	28
3.5.	Mitteldarm	31
3.5.1.	Grobmorphologie	31
3.5.2.	Mikroskopisch-anatomischer Bau	33
3.5.3.	Diskussion	35
3.6.	Colon	38
3.6.1.	Grobmorphologie	38
3.6.2.	Mikroskopisch-anatomischer Bau	39
3.6.3.	Diskussion	40
3.7.	Kloake	41
3.7.1.	Grobmorphologie	41
3.7.2.	Mikroskopisch-anatomischer Bau	41
3.7.3.	Diskussion	42
4.	Schlussdiskussion	44
4.1.	Frühevolution und Radiation der Serpentes	44
4.2.	Wertung der taxonomischen Merkmale	45
4.3.	Bemerkungen zur Klassifikation der Serpentes	48
5.	Zusammenfassung	53
6.	Literaturverzeichnis	56

1. EINLEITUNG

Mit rund 2700 rezenten Arten bilden die Serpentes eine erfolgreiche Vertebratengruppe, welche trotz des Extremitätenverlustes und trotz Poikilothermie die verschiedensten Lebensräume erschliessen konnte. Schlangen stossen bis über den Polarkreis vor, sie besiedeln Wüsten und extreme Berglagen. Die grösste Formenvielfalt, mit grabenden, boden- und baumbewohnenden sowie aquatischen Arten, erreichen sie jedoch in den tropischen Regionen.

Die Ernährungsspezialisierung, verhältnismässig grosse Beutetiere verschlingen und anschliessend lange fasten zu können, scheint in hohem Masse zum Erfolg der Gruppe beigetragen zu haben (Schmidt, 1950, Frazzetta, 1970, Voris & Moffett, 1981). Extreme Leistungen wurden bei der Afrikanischen Eierschlange (*Dasypeltis scabra*) beobachtet. Sie ist in der Lage bei einer einzigen Mahlzeit über 70% des eigenen Körpergewichtes an Vogeleiern zu sich zu nehmen (Krupa, 1985).

Das System der Serpentes gilt als wenig gesichert, da weder signifikante Fossilien noch ausführliche Studien über die innere Anatomie vorliegen. Unklar ist insbesondere die systematische Stellung der Typhlopidae (Haas, 1930, Robb, 1960, Heyder, 1968, 1968B, 1973, 1974) und der völlig aberranten Acrochordidae (Rieppel, 1979, 1980C). Schwierigkeiten bereitet weiterhin die Bündelung einzelner Familien zu Überfamilien oder Infraordines.

Die umfassendste Bearbeitung der Gruppe verdanken wir Underwood (1967). Sein Systemvorschlag soll hier als Arbeitsgrundlage dienen. In Anlehnung an Hoffstetter (1961) unterteilt er die rezenten Arten in die drei

Grossgruppen Scolecophidia, Henophidia und Caenophidia. Diesen gibt er den Rang einer Infraordo.

Bei Fischen und Vögeln erwies sich der Verdauungstrakt als taxonomisch ergiebiger Merkmalskomplex, der sich zum Aufzeigen von Verwandtschaftsbeziehungen eignet (Güntert, 1981, Labhart & Ziswiler, 1979, Oelhafen, 1981, Zihler, 1982, Ziswiler, 1967, 1980).

Ueber das Ernährungssystem der Reptilien liegen zwar verschiedene Publikationen vor. Diese beschränken sich jedoch entweder auf einige wenige Arten (Oppel, 1896, Greschik, 1918, Ballmer, 1949, Robb, 1960, Bishai, 1961, Thiruvathukal, 1965, Frenkel & Kochva, 1970, Gabe, 1972, Diani, 1974, Heyder, 1974, Amer & Ismail, 1976, Chou, 1977) oder behandeln punktuell einzelne Organe (Parsch, 1877, Gadow, 1887, Eisler, 1889, Jacobshagen, 1920, Grunwald, 1931, Lupp, 1961, Gabe & SaintGirons, 1965, Gabe & SaintGirons, 1972B, Ferri et. al. 1974, 1974B). Bemerkenswert sind Arbeiten über das Schleimhautrelief (Jacobshagen, 1920, Parsons & Cameron, 1977), über die Lamina muscularis mucosae (Kaufmann, 1971), sowie die kompilatorische Arbeit von Lupp (1977).

Verglichen mit der grossen Artenvielfalt wurde somit das Verdauungssystem von sehr wenigen Arten untersucht. Arbeiten, welche sowohl grobmorphologische als auch histologische Befunde berücksichtigen, fehlen völlig.

Es schien deshalb sinnvoll, das Verdauungssystem einer grösseren Anzahl von Schlangen aus den hauptsächlichsten Grossgruppen grob- und feinmorphologisch zu analysieren und zu vergleichen. Besonders berücksichtigt werden sollten dabei die verschiedenen Ernährungsspezialisierungen.

Die Arbeit hat zum Ziel, die einzelnen Verdauungstraktabschnitte klar zu definieren und ihre morphologische Vielfalt zu erfassen und zu vergleichen.

Die Ergebnisse sollen funktionelle Interpretationen ermöglichen und zum Verständnis der evolutiven Differenzierung der Serpentes beitragen.

Viele Personen haben zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Allen voran möchte ich Herrn Prof. Dr. V.Ziswiler* für die Unterstützung und Leitung der Arbeit danken. Wertvolle Mithilfe wurde mir durch Herrn Dr. M. Güntert zu teil, der mich in die histologische Technik einführte. Bei der Materialbeschaffung waren mir Herr Prof. Dr. H. Mendelssohn, sowie meine Kollegen R. Neumeyer und B.Schätti behilflich. Herr U. Jauch ermöglichte die REM- Untersuchung. Weiteres REM-Material stellte mir freundlicherweise Frau Dr. V. Krulis zur Verfügung. Frau D. Kobelt beriet mich bei den photographischen Arbeiten. Die Zeichnungen fertigte, mit viel Geschick, meine Frau Yvonne an. Ihnen allen , sowie allen Kollegen, die für eine freundschaftliche Atmosphäre sorgten sei herzlich gedankt.

*

Die hier vorliegende Arbeit ist Teil eines Forschungsprogrammes von Herrn Prof.Dr.V.Ziswiler, das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Untersuchungsmaterial

Für die vorliegende Untersuchung standen mir 52 Schlangenarten aus 11 Familien zur Verfügung (Tab.1). Sie stammten grösstenteils aus dem Tierhandel. Einige wenige Exemplare wurden der Sammlung des Zoologischen Museums der Universität Zürich entnommen. 24 Arten gelangten lebend in meinen Besitz und konnten histologisch und teilweise rasterelektronenmikroskopisch verarbeitet werden.

Das Untersuchungsmaterial wurde in drei Nahrungsgruppen aufgeteilt:

A) Arten, welche sich bevorzugt von Vertebraten ernähren, B) Arten, welche opportunistisch sowohl Vertebraten als auch Invertebraten fressen sowie C) Arten mit ausschliesslicher Invertebratennahrung.

2.2. Grobmorphologische Untersuchung

Nach der Entfernung des abdominalen Fettkörpers wurde die Topographie des Verdauungstraktes bei Lupenvergrösserung studiert und photographisch festgehalten. Danach wurde der gesamte Magen-Darm-Trakt herausseziert und vermessen (Tab.2).

Zur besseren Kontrastierung des Schleimhautreliefs wurde die innere Oberfläche mit einer 0.1%igen wässrigen Methylenblau-Lösung, nach der Methode von Oelhafen (1981), angefärbt.

2.3. Histologische Untersuchung

Die Verdauungstrakte der frishtoten Untersuchungstiere wurden in situ in 4%iger Formaldehydlösung (gepuffert mit CaCO_3) fixiert und anschliessend konserviert. Vor der Weiterverarbeitung erfolgte eine Nachfixierung in

Bouin'schem Gemisch. Danach wurde jedes Organ in 10%-Abschnitte unterteilt. Von diesen wurden am Rotationsmikrotom Paraffinschnitte von 5-7 μ Dicke hergestellt. Pro Abschnitt wurden jeweils 6 Objektträger mit 10 - 12 Schnitten belegt.

2.3.1. Histologische Färbungen

Die folgenden Färbungen gelangten zur Anwendung :

- Hämalaun-Eosin, nach Mayer, als Übersichtsfärbung.
- Masson'sche Trichromfärbung, nach Goldner (1938), als Übersichtsfärbung und zur Darstellung feiner Muskelfasern.
- PAS-Färbung, nach McManus (1948), zur Anfärbung neutraler Mucine.
- Alzianblau (pH 1) / Alziangelb (pH 2.5), nach Lev&Spicer (1964), in der von Zihler (1981) vorgeschlagenen Kombination, zur selektiven Anfärbung saurer Mucine (Alzianblau färbt bei pH 1 Sulfomucine; Alziangelb bei pH 2,5 Sulfo- und Sialomucine).
- Orceinfärbung, nach Unna (1894) und Aldehydfuchsinfärbung, nach Gomori (1950), zur Darstellung von elastischen Bindegewebsfasern.
- Versilberung, nach Bielschowsky (1904), zur Darstellung von retikulären Bindegewebsfasern.

2.3.2. Enzymfärbungen

An einigen ausgewählten Schnitten des oesophagalen Nahrungsspeichers und des Magens wurden die folgenden Enzymfärbungen durchgeführt :

- Nachweis von Carboanhydrase, nach Häusler (1958). Eine positive Reaktion weist nach Schulz (1963) auf HCl-Bildungsorte hin.
- Nachweis von Tryptophan, nach Glenner&Lillie (1957). Da Pepsinogen tryptophanreich ist, weist eine positive Reaktion auf Pepsinogenbildungs-orte hin (Schulz,1963).

2.4. Streckung der Basalmembran

Im Oesophagus und Magen wurde, an vollständig erhaltenen Querschnitten, mit dem Kontron MOP AM/02, die Länge der Basalmembran ermittelt. Die Messungen erfolgten jeweils bei 0,20,40,60,80,100% der Organlänge.

2.5. pH-Messungen

Bei vier verdauenden Individuen von *Vipera latasti* wurden, 24 Stunden nach der Fütterung, mit einem Indikatorpapier (Macherey-Nagel) die pH-Werte im Oesophagus und im Magen ermittelt. Als Kontrolle dienten vier fastende Tiere.

2.6. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung

Bei einigen Arten (Tab. 1) wurden an geeigneten Stellen Gewebsstücke entnommen und in 2.5 % Glutaraldehyd (in Cacodylatpuffer) fixiert. Danach wurden die Präparate mit 1% OsO₄-Lösung (in Cacodylatpuffer) nachfixiert, critical point getrocknet und mit Gold bedampft. Die REM-Untersuchung erfolgte am Institut für Pflanzenbiologie.

2.6. Normierung der quantitativen Werte

Die einzelnen Untersuchungstiere weisen zum Teil sehr unterschiedliche Körpergrößen auf. Dies erschwert den Vergleich quantitativer Merkmale. Als guter Normierungsfaktor hat sich die Gewichtslänge nach Rensch (1948) erwiesen.

Bei stark untersetzten Arten erhält man jedoch etwas zu tiefe, bei langgezogenen Formen zu hohe Werte.

Masse von einzelnen Zellen und einschichtigen Epithelien wurden nicht normiert, da sie nur unwesentlich von den Körperdimensionen der Untersuchungstiere abhängen.

2.8. Statistische Auswertung der quantitativen Werte

Die numerischen Wertangaben entsprechen dem arithmetischen Mittel aus 10, über den gesamten Querschnitt verteilten Messungen.

Bei der Analyse einzelner Gruppen wurde der nicht parametrische Wilcoxon-Mann-Witney-Test (Conover, 1971) mit $p=0.01$ angewendet.

2.9. Systematik

Als Arbeitsgrundlage diente der Systemvorschlag von Underwood (1967), mit einer Unterteilung der rezenten Serpentes in die drei Infraordines Scolecophidia, Henophidia und Caenophidia. Die Infraordo Scolecophidia umfasst dabei die Familien Typhlopidae und Leptotyphlopidae, die Infraordo Henophidia die Acrochordidae, Aniliidae, Boidae, Uropeltidae und Xenopeltidae. Für die Gliederung der Caenophidia wurde das System von Guibé (1970) verwendet, bei welchem sämtliche aglyphen und ophistoglyphen Nattern in der Familie Colubridae vereinigt werden. Als weitere Gruppen gehören die Elapidae und die Viperidae zu dieser Infraordo.



3. RESULTATE

3.1. Allgemeine viscerale Anatomie

In Anpassung an ihre Körperform haben die Serpentes langgezogene, schmale Eingeweide entwickelt. Verschiedene Organe des Respirations- und Urogenitalapparates, welche im allgemeinen Vertebratenbauplan paarig angelegt werden, sind in kranio-kaudaler Richtung gegeneinander verschoben oder linksseitig reduziert (Abb.8).

Kranial des Herzens kann eine unpaare Tracheallunge auftreten. Bei den Viperidae ersetzt dieses Organ die eigentliche Lunge (Abb.8).

Stark verlängerte Lungen weisen hingegen die beiden aquatischen Arten, *Pelamis platurus* und *Acrochordus javanicus*, auf. Bei der letzteren verjüngt sie sich kaudal zu einem langen Schlauch, der bis in die Kloakenregion reicht.

Der Vorderdarm verläuft geradlinig auf der linken Körperseite. Trachea, Herz und Leber befinden sich rechts daneben (Abb.8). Eine Ausnahme bildet *Acrochordus javanicus* mit medioventraler Lage des Oesophagus.

Das Pankreas ist bei allen Arten ein kompaktes kugelförmiges Organ, das dem Pylorus aufsitzt (Abb.9b,c).

Im Mitteldarm treten, ausser bei *Acrochordus javanicus*, nur wenige Schlingen auf. Eine das Pankreas umschliessende Duodenalschlinge scheint bei Schlangen allgemein zu fehlen (Abb.9b,c).

Mittel- und Enddarm nehmen einen medianen Verlauf. Die Urogenitalorgane liegen lateral links und rechts an und sind auf der rechten Körperseite nach kranial verlagert.

Bei weiblichen *Scolecophidia*-Arten, denen ein linker Ovidukt fehlt, verdrängt der mächtig entwickelte rechte Ovidukt den Enddarm auf die linke Seite.

3.2. Gliederung des Verdauungstraktes

Das Verdauungsrohr der Schlangen zeigt die für Vertebraten typische Schichtenfolge. Von innen nach aussen unterscheidet man :

- Die **Tunica mucosa**, bestehend aus der Lamina epithelialis, der bindegewebigen Lamina propria und der aus glatter Muskulatur aufgebauten Lamina muscularis mucosae, mit dem inneren Stratum circulare und dem äusseren Stratum longitudinale.
- Die bindegewebige **Tunica submucosa**.
- Die **Tunica muscularis**, bestehend aus zwei Schichten glatter Muskulatur, dem inneren Stratum circulare und dem äusseren Stratum longitudinale.
- Die **Tunica serosa** mit der bindegewebigen Lamina propria serosae und einem einschichtigen Pflasterepithel als Abschlusschicht.

Die Abgrenzung einzelner Verdauungstraktabschnitte bereitet erhebliche Schwierigkeiten. Da verschiedene Autoren Begriffe aus der Humananatomie verwenden, die nicht auf die Verhältnisse bei Reptilien anwendbar sind, drängt sich eine neue Definition auf.

Bei den hier untersuchten Arten können die folgenden Abschnitte grobmorphologisch oder histologisch unterschieden werden:

- Der **Vorderdarm**, bestehend aus dem Oesophagus mit der Pars cervicalis, der Pars thoracica und dem Nahrungsspeicher, dem Magenfundus und dem Pylorus.

Die Pars cervicalis reicht vom Schlund bis zur kranialen Aurikelspitze. Sie wirkt dünnwandig schlaff und ist dorsoventral kolabiert, da die Muskelschichten nur schwach entwickelt sind. Ihre Wand ist mit einem Flimmerepithel ausgekleidet (Abb.15,Abb.21) und bildet zahlreiche parallele Längsfalten.

Eine gut ausgebildete Tunica muscularis verleiht der Pars thoracica Festigkeit. Dieser Abschnitt ist englumig und im Querschnitt rund. Die Dehnbarkeit wird durch die stärkere innere Auffaltung gewährleistet. Dabei treten oft neben den Hauptfalten kleinere Nebenfalten auf. Das Oberflächenepithel entspricht jenem der Pars cervicalis. Eine Ausnahme bilden die *Scolecophidia*-Arten. Bei ihnen findet sich in beiden Abschnitten ein mehrschichtiges, distal abgeplattetes Epithel (Abb.22).

Der Beginn des Nahrungsspeichers kündigt sich durch eine erneute starke Lumenerweiterung an. Längsfalten persistieren, doch werden sie zusätzlich von einer markanten Sekundärstruktur überlagert. Diese ist den Magengrübchen (*Foveolae gastricae*) ähnlich, aber stets grobmaschiger (Abb.16). Die Lamina epithelialis besteht aus hochprismatischen oder tonnenförmigen Schleimzellen mit distal geschlossenen Schleimtheken (Abb.23,24).

Den Magen erkennt man grobmorphologisch an den massiven Magenfalten (*Rugae gastricae*) und an den typischen Magengrübchen (*Foveolae gastricae*) (Abb.16,17). Das Oberflächenepithel entspricht weitgehend der Lamina epithelialis des Nahrungsspeichers (Abb.26,29,30). Die beiden Abschnitte, Fundus und Pylorus, lassen sich histologisch, durch die entsprechenden Drüsen, gegeneinander abgrenzen.

-Der Mitteldarm

Eine Unterteilung in Duodenum, Jejunum und Ileum ist nicht möglich, da sowohl grobmorphologische als auch histologische Unterscheidungs-

kriterien fehlen. Die Pylorusenge, mit dem ihr aufliegenden kugelförmigen Pankreas, markiert klar den Beginn des Dünndarmes (Abb.9b,c). Mäandrische Falten oder Zotten bilden das Relief des kranialen Abschnittes (Abb.14a,b,c). Gegen kaudal gehen diese sukzessive in undulierende und schliesslich in gerade Längsfalten über. In der Lamina epithelialis herrschen Saumzellen mit apikalem Microvillisaum und Becherzellen vor (Abb.35).

-Der Enddarm, besteht aus Caecum (Blinddarm), Colon (Dickdarm) und Kloake. Die Kloake kann in Urodäum und Proktodäum gegliedert werden. Bei Schlangen besteht ein Trend zur Reduktion des Caecums. Falls dieser Abschnitt ganz fehlt, ist der Beginn des Colons einzig an der Erweiterung des Lumens zu erkennen (Abb.10b). Histologisch reiht sich das Colon nahtlos an den kaudalsten Abschnitt des Mitteldarmes an; Änderungen verlaufen graduell. Das Relief des Colons ist sehr unterschiedlich differenziert: neben Längsfalten können markante Staufalten in Form hoher Quer- oder Ringfalten auftreten.

Die Kloake ist stets durch einen Sphinkter (Sphincter analis) vom Colon abgetrennt. Ihr kranialer Abschnitt, das Urodäum, weist ein mehrschichtiges Epithel mit distaler Schleimzellenschicht auf. In seiner dorsalen Wand befindet sich eine überhängende Papille, auf welcher die Urogenitaltrakte der Männchen beziehungsweise die Ureteren der Weibchen münden (Abb.12,37).

Das anschliessende kurze Proktodäum erkennt man klar am mehrschichtigen, teilweise verhornten Plattenepithel (Abb.40).

Eine Dreiteilung der Kloake, wie sie Gadow (1887) vorschlägt, erscheint wenig sinnvoll, da morphologische Kriterien zur Abgrenzung eines Koprodäums fehlen.

3.3. Oesophagus

3.3.1. Grobmorphologie

Die langgezogene Körperform der Schlangen führt einerseits zu einer Streckung des Mitteldarmes, andererseits aber zu einer markanten Verlängerung des Oesophagus.

Innerhalb meines Untersuchungsmaterials zeichnet sich bei schlanken Arten der Trend zu einer Oesophagusverlängerung ab. Nimmt man den Quotienten $(\text{Kopf-Rumpflänge}/\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}})$ als Mass für die Körperform, so erhält man eine positive Korrelation ($k=0.63$) mit der prozentualen Oesophaguslänge (Abb.1).

Das Schleimhautrelief des Oesophagus wird durch parallele Längsfalten bestimmt. Während in der Pars cervicalis meist uniform mittelhohe Falten auftreten, erfolgt in der Pars thoracica eine Aufspaltung in hohe Hauptfalten und feine Nebenfalten. Die letzteren liegen entweder zwischen den Hauptfalten oder sie überlagern diese. Als Ausnahmen beobachtet man, bei einigen Arten mit Vertebratennahrung bereits in der Pars cervicalis Nebenfalten (Tab.3, Abb.13). Bei Arten, welche sich bevorzugt von Invertebraten ernähren, können sie dagegen in beiden Abschnitten fehlen.

Im kaudalen Nahrungsspeicher werden die Hauptfalten von magengrübchenähnlichen Strukturen, welche sich von stark gewundenen Nebenfältchen ableiten lassen, überlagert. Durch laterale Vernetzung derselben kann ein kompliziertes Windungsmuster entstehen. Dieses ist stets grobmaschiger als die Foveolae gastricae (Abb.16) und wie das übrige Relief des Oesophagus ephemerer Natur, das heisst je nach Tonus der Lamina muscularis mucosae verschieden stark ausgeprägt.

Die Länge der Basalmembran im Querschnitt, erlaubt Aussagen über die Dimensionen des Oesophagus in gedehntem Zustand. Als Absolutmasse sind

diese Werte stets etwas zu niedrig, da eine weitere Streckung durch eine Abplattung der Epithelzellen möglich ist.

Ein Vergleich der normierten Dehnungs-Werte ergibt für Arten mit Vertebratennahrung signifikant höhere Zahlen als für Arten mit Invertebratennahrung (Tab.12, Abb.3).

Die opportunistischen Formen, *Echis carinatus* und *Vipera ursinii*, entsprechen in dieser Hinsicht der ersten Gruppe (Tab.12).

Zu analogen Ergebnissen kommt man bei einem Vergleich der Speichergrößen. Arten mit Vertebratennahrung haben signifikant längere und breitere Speicher als Invertebratenfresser (Abb.2).

Einen Hinweis, dass diese Aussagen auch für gedehnte Speicher gelten, gibt Abb.3, mit signifikant größeren Basalmembranlängen bei der ersten Gruppe.

Die Speichergrößen der Opportunisten entsprechen den Verhältnissen bei den Invertebratenfressern (Abb.2).

Als Ausnahme innerhalb der hier untersuchten Schlangenarten, fehlt bei *Imantodes cenchoa* ein Speicher. Bemerkenswert sind hingegen die sehr langen Speicher von *Atractaspis bibroni*, *Anilius scytale*, *Cylindrophis maculatus*, *Cylindrophis rufus* und *Acrochordus javanicus* (Tab.2). Bei der letzten Art wurde der gesamte Oesophagus zum Nahrungsspeicher umgewandelt.

3.3.2. Mikroskopisch-anatomischer Bau

Zwischen den beiden kranialen Oesophagusabschnitten und dem kaudalen Nahrungsspeicher treten grundlegende Unterschiede in der Gewebestruktur auf.

Die Pars cervicalis und die Pars thoracica sind bei allen hier sezierten Schlangen, ausser den Scolecophidia-Arten, mit einem einschichtigen Flimmerepithel von durchschnittlich $29.30 \pm 8.30 \mu$ Stärke ausgekleidet.

Die wichtigsten Bauelemente sind zylindrische Zilienzellen mit zentral gelegenem, hochovalem Kern und apikalen Zilien von durchschnittlich $5.12 \pm 0.92 \mu$ Länge (Abb.21). Oft werden die mittleren und basalen Zellregionen durch die Schleimtheken der benachbarten Becherzellen zusammengedrückt wobei auch die Zellkerne stark verformt werden. Die distale Region, weitet sich dagegen aus, so dass an der Oberfläche ein kontinuierliches Zilienfeld entsteht, in dem einzig an den Mündungsstellen der Becherzellen kleine Aussparungen auftreten (Abb.15).

Wie Abb.21 deutlich zeigt, haben die Becherzellen im Sagitalschnitt eine ellipsenförmige, oben offene Schleimtheke von $18.32 \pm 4.88 \mu$ Länge und einen kappenförmigen, die Theke basal umfassenden Kern. Der Quotient Länge:Breite der Theke beträgt 1.82 ± 0.28 .

Die Schleimtheken reagieren stark PAS-positiv und lassen sich mit Alzianfarbstoffen anfärben (Tab.8), was Gemische von neutralen und sauren Mucopolysacchariden anzeigt. Unter den sauren Schleimen kommen Sialo- und Sulfomucine vor. Sialomucine treten vor allem im kranialen Abschnitt des Oesophagus auf. Nur bei *Anilius scytale* und *Cylindrophis rufus* gibt es dort vorwiegend sulfathaltige Schleime.

Allgemein lässt sich nach kaudal eine Zunahme der schleimsezernierenden Zellen feststellen, wobei sich zwischen den Nahrungsgruppen keine gesicherten Unterschiede ergeben (Tab.11).

Die basale Region des Epithels enthält kleine polyedrische Erneuerungszellen mit sehr grossem rundem, zentral gelegenem Kern.

Völlig anders strukturiert ist das Oesophagusepithel der Scolecophidia-Arten. Diese epitheliale Auskleidung ist mehrschichtig mit teilweise starker

distaler Abplattung und eingestreut in die basale Zone finden sich zahlreiche Becherzellen (Abb.22). Die Schleimtheken sind bei ihnen, mit $16.85 \pm 2.44 \mu$ Länge, etwas niedriger als bei den übrigen Schlangenarten.

Der Nahrungsspeicher der Henophidia- und Caenophidia-Arten ist mit einem einschichtigen, hochprismatischen Schleimzellenepithel von $34.68 \pm 8.55 \mu$ Stärke ausgekleidet. An seinem Aufbau ist nur ein Zelltyp beteiligt, der eine gewisse Ähnlichkeit mit den Becherzellen in Pars cervicalis und der Pars thoracica aufweist; wie diese besitzt er einen basalen Kern und eine distale Schleimtheke. Eine genaue Analyse ergab jedoch die folgenden Unterschiede: Die Schleimtheken sind am distalen Ende geschlossen, im Querschnitt hexa- oder pentagonal und, mit einer durchschnittlichen Länge von $25.64 \pm 5.12 \mu$ und einem Quotienten Länge:Breite von 4.73 ± 0.75 , stark verlängert und schlanker (Abb.23). Ausserdem ist die Kernform im Sagitalschnitt kelch- und nicht kappenförmig.

Wie aus Tab.8 hervorgeht, zeigen die Schleimfärbungen Gemische aus neutralen und sauren Mucinen an, wobei die erste Gruppe deutlich überwiegt. An sauren Schleimen konnten sowohl Sialo- als auch Sulfomucine nachgewiesen werden.

Bei den Scolecophidia-Arten treten, im durchschnittlich nur $22.71 \pm 1.95 \mu$ starken Epithel, Schleimzellen mit niedrigen, im Sagitalschnitt ellipsenförmigen Theken auf, die eine durchschnittliche Länge von $16.61 \pm 3.17 \mu$ und einen Quotienten Länge:Breite von 2.46 ± 0.47 aufweisen. Abb.24 zeigt deutlich, dass die Theken am distalen Ende geschlossen sind.

Die Lamina propria, eine Schicht aus lockerem Bindegewebe mit kollagenen und retikulären Fasern, füllt die Zone zwischen der Lamina epithelialis und der Lamina muscularis mucosae aus; sie bildet somit die Kernzone der

Nebenfallen. Besonders faserreich ist der distalste an die Basalmembran angrenzende Bereich.

Elastische Fasern konnten weder mit Orcein noch mit Aldehydfuchsin nachgewiesen werden. In den Wandungen der grossen Blutgefässe traten sie jedoch nach diesen Färbungen deutlich hervor. Verschiedene Autoren erwähnen zwar solche Fasern im Oesophagus von Schildkröten und Schlangen, (Beguín, 1902, Ballmer, 1949, Thiruvathukal, 1965, Diani, 1974, Luppa, 1977). Da diese Angaben nicht auf spezifischen Färbemethoden basieren, erscheinen sie spekulativ.

In den beiden vorderen Oesophagusabschnitten ist die Lamina muscularis mucosae nur schwach entwickelt. Sie fehlt entweder vollständig oder tritt, weit hinten, in Form einzelner, längsverlaufender glatter Muskelfasern auf. Einzig bei *Acrochordus javanicus* zieht sich eine zusammenhängende Längsmuskelschicht durch den gesamten Oesophagus (Tab.5).

Im Nahrungsspeicher hingegen findet man mehrheitlich eine zweischichtige Schleimhautmuskulatur. Ausnahmen bilden *Acrochordus javanicus* und die *Scolecophidia*-Arten, bei welchen die Ringschicht oder beide Schichten fehlen (Tab.5).

Die Tunica submucosa bildet die Kernzone der Hauptfalten; nach aussen gleicht sie die Auffaltung der Tunica mucosa aus. Sie besteht aus lockerem Bindegewebe und ist reich vaskularisiert. Die Grundsubstanz wirkt, verglichen mit der Lamina propria, deutlich weniger kompakt. Auch hier konnten nur kollagene und retikuläre Fasern nachgewiesen werden. Diese sind in der vorderen, schwach bemuskelten Region des Oesophagus besonders zahlreich.

Ebenso wie die Schleimhautmuskulatur ist die Tunica muscularis in der Pars cervicalis nur schwach ausgeprägt. Gegen die Pars thoracica erfährt sie

jedoch eine massive Verstärkung, wobei die innere Ringschicht stets mächtiger ausgebildet ist als die Längsschicht (Tab.13).

Zwischen den Nahrungsgruppen treten markante Unterschiede auf. Bei den Arten, welche sich bevorzugt von Vertebraten ernähren, ist die kaudale Oesophagusregion signifikant stärker bemuskelt als bei Arten mit Invertebratennahrung. Im kranialen Abschnitt treten dagegen bei der zweiten Gruppe die höheren Werte auf (Abb.4). Die Bemuskelung bei den opportunistischen Arten, *Echis carinatus* und *Vipera ursinii*, entspricht weitgehend den Verhältnissen bei der ersten Gruppe (Tab.13).

Gegen aussen wird der Oesophagus durch die Tunica serosa begrenzt. Bei sämtlichen Arten ist nur die innere Lamina propria serosae erkennbar. Sie besteht aus lockerem, sehr faserreichem Bindegewebe. Im schlundnahen Bereich sind einzelne Faserbündel quergestreifter Muskulatur eingelagert.

3.3.3. pH-Werte

In den beiden vorderen Oesophagusabschnitten wurden bei 4 fastenden und bei 4 verdauenden *Vipera latasti* pH-Werte um 7 ermittelt.

Im Nahrungsspeicher konnten dagegen bei verdauenden Tieren deutlich tiefere Werte (pH3-6) nachgewiesen werden. Dabei beobachtet man eine deutliche Abnahme der Werte von kranial nach kaudal. Genauer ist aus Tab.23 zu entnehmen.

3.3.4. Diskussion

Schlangen schieben ihre Beutetiere durch alternierende Bewegungen der vorne nur ligamentös verbundenen Unterkieferäste und der zahntragenden Elemente des kinetischen Schädels in den Schlund. Der Weitertransport durch den vordersten Oesophagusabschnitt erfolgt ausschliesslich durch die Halsmuskulatur (Lüdicke,1964, Heyder,1974). Dies erlaubt die Anlage

einer praktisch muskelfreien, auf höchste Dehnbarkeit optimierten Pars cervicalis. Ein dichtes Geflecht aus kollagenen und retikulären Fasern gibt Elastizität und ermöglicht nach der Streckung die Reorganisation des Faltenmusters.

Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass die Dehnbarkeit der beiden vorderen Oesophagusabschnitte an die Grösse der Beutetiere adaptiert wurde. Arten mit Vertebratennahrung zeigen dabei signifikant höhere Werte als Arten mit Invertebratennahrung. Bei Opportunisten, welche sich sowohl von grossen als auch von kleinen Beutetieren ernähren, richten sich die Dimensionen des Organs nach den Dimensionen des grösstmöglichen Beutetiers. Sie entsprechen deshalb in diesem Merkmal den Arten mit Vertebratennahrung.

Eine hohe Dehnbarkeit der Pars cervicalis äussert sich oft in einer komplexeren Auffaltung der Wand. Dies erklärt das Auftreten von Nebenfalten bei Arten mit Vertebratennahrung. Parsons&Cameron (1977) verwenden solche Faltenmuster als gruppen-diagnostische Merkmale. Die von ihnen aufgezeigten Unterschiede lassen sich an dem hier vorliegenden Untersuchungsmaterial nicht bestätigen; sie beruhen möglicherweise auf dem Vergleich sich nicht entsprechender Oesophagusabschnitte.

Beim Eintritt in den Oesophagus wird das Beutetier in eine längliche Form zurechtgedrückt. Becherzellen, welche in hoher Dichte im Epithel der Pars cervicalis vorhanden sind, überziehen es mit einer dicken Schleimschicht und machen es gleitfähig. Hier übernimmt ausschliesslich die Ringschicht der Tunica muscularis den Weitertransport, da druckempfindliche Organe wie Herz, Lunge und Leber einer Beteiligung der Körpermuskulatur Grenzen setzen (Billing,1979).

Aus Abb.4 geht hervor, dass die Pars cervicalis bei Schlangenarten mit Invertebratennahrung eine überdurchschnittlich starke Bemuskelung

aufweist. Dabei dürfte es sich um eine Anpassung an kleindimensionierte Nahrung handeln. Diese kann nur schlecht durch die Körpermuskulatur transportiert werden (Billing&Ziswiler,1981).

Ein aus Flimmer- und Becherzellen bestehendes Oesophagusepithel ist bei niederen Vertebraten und bei Reptilien weit verbreitet (Beguin,1904, Partsch,1877, Schulz,1963, Lupp,1977). Es tritt, mit Ausnahme der Scolecophidia-, bei allen hier untersuchten Schlangenarten in den beiden kranialen Abschnitten auf.

Das mehrschichtige, distal abgeplattete Epithel der Typhlopidae und Leptotyphlopidae, kann als Anpassung an die besonders starke mechanische Beanspruchung durch die exklusive Ameisen-Termitennahrung gewertet werden. Ähnliche Modifikationen konnten bei termiten- und ameisenfressenden Vögeln (Steinbacher,1935) und Säugern (Starck,1982) sowie bei der Afrikanischen Eierschlange (*Dasypeltis scabra*), in der Region des Eiknackapparates, nachgewiesen werden (Billing&Ziswiler,1981). Auch bei Schildkröten wurden ernährungsadaptive Modifikationen des Oesophagusepithels beschrieben: *Testudo graeca*, welche sich von trockenen, faserreichen Pflanzen ernährt, hat geschichtetes Platten-Epithel, während bei der mehrheitlich karnivoren *Emys orbicularis* das ursprüngliche Flimmerepithel persistiert (Beguin,1902,1904).

Auf die spezielle Funktion des kaudalsten Oesophagusabschnittes als Nahrungsspeicher, haben erstmals Billing&Ziswiler (1981) hingewiesen. Die offene Verbindung zum Magen ermöglicht eine Aufnahme von Nahrungsbrocken, deren Grösse das Magenvolumen bei weitem übersteigt. Die englumige Pars thoracica bildet den vorderen Abschluss dieser Kammer. Durch den Rückfluss von Verdauungssekreten mit tiefem pH-Wert wird einerseits das Wachstum von fäulnisregenden Bakterien gehemmt, andererseits wird bei Arten, die ihre Beutetiere lebend verschlingen, eine

rasche Abtötung derselben erreicht. Eine gut entwickelte, zweischichtige Tunica muscularis gewährleistet, möglicherweise durch antiperistaltische Bewegungen, den Rückfluss und die Verteilung des Sekretes.

Grösse und Bemuskelung des Speichers sind an die Ernährungsweise angepasst. Arten, welche sich von grossen Beutetieren ernähren, haben entsprechend voluminöse und stark bemuskelte Speicher entwickelt. Invertebratenfresser sind dagegen nicht auf grosse Speicher angewiesen, da ihre Beutetiere einerseits klein sind und andererseits meist im Überfluss vorkommen. In diesem Sinne lassen sich auch die verhältnismässig kleinen Speicher der Opportunisten erklären, die bei Nahrungsknappheit auf Invertebratennahrung umsteigen können.

Auch die Form der Beutetiere kann die Dimensionen des Speichers bestimmen. Stark verlängerte Speicher konnten bei *Atractaspis bibroni*, bei *Acrochordus javanicus* und den beiden *Cylindrophis*-Arten nachgewiesen werden. Diese Arten ernähren sich von langgezogenen Beutetieren: *Acrochordus javanicus* frisst Aale (Lim,1964), *Atractaspis bibroni*, *Cylindrophis maculatus* und *Cylindrophis rufus* bevorzugen Schlangen und Amphisbaeniden (SaintGirons,1972, DeSilva,1980, Wallach,1980).

Eine genaue Analyse der Lamina epithelialis ergab weitgehende strukturelle Übereinstimmungen mit dem Oberflächenepithel des Magens. Die im Querschnitt polyedrischen Schleimtheken bilden an der distalen Oberfläche eine kompakte Schleimschicht als Schutz vor Selbstverdauung durch die aufsteigenden Magensekrete.

Die zellulären Bauelemente wurden mehrheitlich als Becherzellen (Partsch,1877, Beguin,1902,1904, Lüdicke,1964, Diani,1974 Luppa,1977) oder unspezifisch als Schleimzellen bezeichnet (Robb,1960, Frenkel&Kochva, 1970, Kaufmann,1971). Dies impliziert Identität mit den merokrinen Becherzellen der beiden vorderen Oesophagusabschnitte und

des Darmes. Die histologischen und die REM-Befunde sprechen jedoch eindeutig gegen einen merokrinen Sekretionsmodus. Die Schleimtheken sind oben stets verschlossen, Sekretausstoss konnte nie beobachtet werden. Das Auftreten von magengrübchenähnlichen Strukturen weist auf eine holokrine Sekretion hin, wie sie von Lipkin (1981) für die Magenschleimhaut des Menschen beschrieben worden ist.

Die *Scolecophidia*-Arten nehmen eine Sonderstellung ein. Anstelle des hochprismatischen Schleimzellenepithels treten bei ihnen Schleimzellen mit tonnenförmigen Theken auf. Aber auch hier lässt sich zeigen, dass die Schleimtheken wie beim hochprismatischen Epithel der übrigen Schlangenarten oben geschlossen sind.

3.4. Magen

3.4.1. Grobmorphologie

Während bei Schildkröten, Krokodilen und Echsen sackförmige oder gekrümmte Mägen vorherrschen (Eisler, 1889, Staley, 1925, Grunwald, 1931, Luppá, 1977, Eggel, 1982), treten bei den hier untersuchten Schlangenarten, in Anpassung an die Körperform, langgezogene Mägen auf. Die äussere Form des ungedehnten Organes entspricht einer dorso-ventral abgeflachten, am kranialen Ende angeschnittenen Spindel (Abb. 8, Abb. 9). Vergleicht man die normierten Magenbreiten, so erhält man für Arten mit Vertebratennahrung signifikant höhere Werte als für Arten mit Invertebratennahrung (Abb. 5). Zum gleichen Ergebnis kommt man bei einem Vergleich der normierten Basalmembranlängen im Magenfundus (Tab. 15, Abb. 6). Die Masse der beiden opportunistischen Arten, *Vipera ursinii* und *Echis carinatus*, entsprechen weitgehend den Verhältnissen bei den Vertebratenfressern (Tab. 15).

In Bezug auf die Magenlängen lassen sich keine statistisch gesicherten Unterschiede zwischen den drei Nahrungsgruppen nachweisen. Bemerkenswert sind aber die stark verlängerten Mägen der beiden *Leptotyphlops*-Arten (Tab.2).

Der Pylorusabschnitt, ein enges Rohr am kaudalen Ende des Magens, nimmt bei sämtlichen Arten 10-20% der Gesamtlänge des Magens ein. Bei Formen mit gedrungenem Körperbau knickt er nach rechts, gegen die Körpermitte ab.

Beim Übergang zum Magen fallen jeweils mehrere Oesophagusfalten zusammen und bilden wenige, mächtige Magenfalten (*Rugae gastricae*). Diese verlaufen entweder durch den ganzen Magen gerade oder sie bilden im Fundusabschnitt runzelartig gewundene und verzweigte Strukturen. Gerade Längsfalten sind bei Arten mit kleinen Beutetieren (Invertebraten) häufig; Runzeln treten dagegen vor allem bei Arten mit grossen Beutetieren (Vertebraten) auf (Tab.3). Im Pylorusabschnitt beobachtet man stets gerade Längsfalten.

Das primäre Faltenrelief wird von einer feinen Sekundärstruktur, den Magengrübchen (*Foveolae gastricae*), überlagert. Diese tritt nach einer Anfärbung mit Methylenblau, nach Oelhafen (1981) oder in der REM-Ansicht deutlich hervor. Ihre Bauelemente, gewundene Rillen, begrenzen, je nach Vernetzungsgrad, stark gewundene Längsfältchen, schlangenförmige oder runde Kompartimente. Im allgemeinen entstehen im Magenfundus Strukturen, die an Hirnwindungen erinnern (Abb.16,17), während in der Pylorusregion Längsrillen dominieren.

Interspezifische Unterschiede sind wegen der ephemeren Natur dieser Struktur schwer auszumachen. Die beobachteten Muster basieren wahrscheinlich grösstenteils auf unterschiedlichen Kontraktionszuständen der Schleimhautmuskulatur.

Mit der Methylenblaufärbung werden, ausser den Elementen der Sekundärstruktur, die Mündungsstellen der Fundusdrüsen kontrastiert. Dabei erkennt man zwei verschiedene Anordnungen, welche mehr oder weniger gruppentypisch auftreten. Bei den Scolecophidia- und den Henophidia-Arten münden die Fundusdrüsen grösstenteils an der Basis der Magengrübchen. Nur vereinzelte Drüsenöffnungen liegen ausserhalb der Foveolae gastricae (Abb.16,17). Bei den meisten Caenophidia-Arten und bei *Acrochordus javanicus* treten zusätzliche Aggregate von Öffnungen auf den Kompartimenten zwischen den Grübchen auf (Tab.3, Abb.18).

3.4.2. Mikroskopisch-anatomischer Bau

Das Magenlumen der hier untersuchten Henophidia- und Caenophidia-Arten ist mit einem einschichtigen, mukösen Zylinderepithel von durchschnittlich $34.34 \pm 8.55 \mu$ Dicke ausgekleidet. An seinem Aufbau ist nur ein Zelltyp, mit einem hochovalen, basal gelegenen Kern und einer hochprismatischen, im Querschnitt penta- oder hexagonalen, oben geschlossenen Schleimtheke beteiligt (Abb.26). Die Theken sind durchschnittlich $15.78 \pm 3.90 \mu$ lang; der Quotient Länge:Breite beträgt 4.30 ± 1.53 (Abb.30). In den Magengrübchen wird das Epithel flacher. Die Zellen sind dort isoprismatisch mit rundem Kern.

Ein auffallend niedriges Oberflächenepithel ($20.27 \pm 3.91 \mu$), mit tonnenförmigen Schleimtheken, findet man bei den Scolecophidia-Arten. Die Länge der Theken beträgt hier nur $9.97 \pm 3.05 \mu$; der Quotient Länge:Breite beträgt 1.66 ± 0.43 (Abb.27,29).

Nach Gabe&SaintGirons (1972B) überwiegen im Oberflächenepithel der Schlangen, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den übrigen Reptilgruppen, die sauren Mucine. Dies steht im Widerspruch zu meinen Befunden. Die hier untersuchten Arten weisen einen hohen Gehalt an

neutralen Schleimen auf. Saure Mucine sind dagegen schwächer vertreten, sie bestehen, wie die Alzianblau-Alziangelbfärbung zeigt, ausschliesslich aus Sialomucinen (Tab.9).

Die Fundusdrüsen der Scolecophidia-Arten unterscheiden sich in der Histoarchitektur klar von den entsprechenden Drüsen der übrigen Schlangenarten. Sie sind alveolär, unverzweigt und münden einzeln an der Magenoberfläche (Tab.6, Abb.27). Bei sämtlichen Henophidia- und Caenophidia-Arten konnten dagegen tubulöse Fundusdrüsen nachgewiesen werden. Diese sind oft verzweigt und münden stets zu mehreren an einem Drüsenhals (Tab.6, Abb.25).

Wenig Variation stellt man in Bezug auf die Drüsendichte fest. Weder zwischen den verschiedenen Nahrungsgruppen noch zwischen systematischen Gruppen lassen sich Unterschiede aufzeigen. In der vorderen Magenhälfte (0-40%) wurden durchschnittlich 5.29 ± 0.81 angeschnittene Tubuli pro 100μ Oberflächenepithel ausgezählt.

In den Magendrüsen der Amphibien und Reptilien lassen sich bereits mit einfachen Färbemethoden zwei verschiedene exokrin sezernierende Zelltypen, helle muköse und dunkle seröse Zellen, nachweisen (Beguin, 1902, Greschik, 1918, Schulz, 1963, Amer & Ismail, 1976, Bishai, 1961, Luppá, 1977, Honma et al., 1982). Die hellen Zellen finden sich einerseits in den Pylorusdrüsen, andererseits sind sie in den Fundusdrüsen der meisten Arten zu einer Halszone konzentriert, an welche die aus dunklen Zellen aufgebauten Drüsentubuli anschliessen. Partsch (1877) erwähnt solche Drüsenhäuse bei *Rana esculenta*, Beguin (1902) bei *Emys orbicularis*, Greschik (1918) bei *Anguis fragilis* und *Ablepharus kitaibelii*, Staley (1925) bei *Alligator mississippiensis*, Bishai (1961) bei *Varanus griseus* und Luppá (1977) bei Agamen.

Gabe&SaintGirons (1972B) sowie SaintGirons (1976) unterscheiden dagegen bei den Lepidosauria drei verschiedene Drüsentypen, welche sie systematischen Gruppen zuordnen :

1. Drüsen der obigen Bauart, mit einer Halszone aus hellen Zellen und einem basalen Tubulus aus dunklen Zellen, bei den Serpentes, ausser den Scolecophidia-Arten und bei den Anguinomorpha.
2. Drüsen, bei denen die hellen Zellen im Tubulus zwischen die dunklen Zellen eingestreut sind, bei *Sphenodon punctatus*, bei den Sauria, ausser den Anguinomorpha und bei den Amphisbaenia-Arten.
3. Drüsen ohne Halszone, bei den Scolecophidia-Arten.

Diese Angaben konnten am hier untersuchten Material grösstenteils bestätigt werden. Übereinstimmung ergibt sich für die Henophidia- und Caenophidia-Arten, welche ausnahmslos eine markante Halszone aufweisen und für die Leptotyphlops-Arten, innerhalb der Infraordo Scolecophidia, bei denen die Halszone fehlt (Abb.25,27,28,31). Bei *Typhlops vermicularis* und *Typhlina bramina* konnten hingegen, im Gegensatz zu der obigen Angabe, vereinzelte helle Zellen nachgewiesen werden. Diese bilden keinen Drüsenhals sondern sie liegen, zum Teil aggregiert, im Tubulus zwischen den dunklen Zellen (Abb.32).

Einen Hinweis, dass diese Unterschiede vom individuellen physiologischen Zustand abhängen könnten gibt bereits Partsch (1877), der bei *Natrix natrix* und *Vipera berus* eine Zunahme der hellen Zellen in den ersten 24 Verdauungsstunden beschreibt. Ähnliche Beobachtungen machen Lüdicke (1964) und Thiruvathukal (1965).

Bei den meisten der hier untersuchten Arten reagieren die hellen Zellen stark, bei *Acrochordus javanicus* und *Sibon nebulata* schwach PAS-positiv. Keine Reaktion erfolgte bei *Anilius scytale* (Tab.9). Die Alzianblau-Alziangelbfärbung gibt in den Halszellen mehrheitlich negative Resultate.

Einzig bei *Sibon nebulata* tritt eine starke Gelbfärbung auf. In den Pylorusdrüsen sind die sauren Mucine etwas stärker vertreten (Tab.9). Dies steht in klarem Widerspruch zu Luppa (1977), der für die Drüsenhäuse vor allem saure, für die Pylorusdrüsen neutrale Mucine angibt.

Die dunklen Zellen der Drüsentubuli lassen sich weder mit PAS noch mit Alzianfarbstoffen anfärben; sie reagieren hingegen stark mit der Tryptophanfärbung nach Glenner&Lillie (1957) und mässig stark mit der Carbo-anhydrasefärbung nach Häusler (1958) (Abb.33,34).

Im Magen ist die Lamina propria stark verbreitert. Sie bildet eine bindegewebige Matrix, in welche die Magendrüsen eingelagert sind. In der Fundusregion erreichen die Tubuli basal die Schleimhautmuskulatur; sie sind zudem derart dicht gepackt, dass das Bindegewebe weitgehend verdrängt ist (Abb.25).

Bei sämtlichen Arten, mit Ausnahme von *Leptotyphlops macrorhynchus*, bei der die innere Ringmuskelschicht fehlt, tritt im Magen eine zweischichtige Lamina muscularis mucosae auf (Tab.6). Dabei ist die innere Ringmuskelschicht stets schwächer entwickelt als die Längsschicht.

Kaufmann (1971) nimmt an, dass die Längsschicht der Lamina muscularis mucosae für die Reorganisation des epithelialen Reliefs nach einer Ausdehnung verantwortlich sei, während die Ringmuskelschicht, welche er nur in Verdauungstraktabschnitten mit Drüsen beobachtete, bei der Kompression dieser Organe mithelfe.

Da bei den hier untersuchten Arten nicht nur im Magen sondern auch im drüsenlosen Nahrungsspeicher ein Stratum circulare auftritt, übernimmt diese offenbar noch andere Aufgaben. Denkbar ist eine Beteiligung an den Sekundärauffaltungen der Schleimhaut.

Die Tunica submucosa, eine Schicht aus lockerem Bindegewebe, mit kollagenen und retikulären Fasern, bildet die Kernzone der Rugae gastricae.

Nach aussen gleicht sie die Auffaltung aus und verleiht dem Magen den runden Querschnitt. Sie ist reich vaskularisiert und enthält vereinzelte Lymphozyten.

Im Magen erreicht die Mächtigkeit des Stratum circulare der Tunica muscularis die höchsten Werte des gesamten Verdauungstraktes. Wie aus Abb.7 hervorgeht, treten zwischen den Nahrungsgruppen augenfällige Unterschiede auf: In der Fundusregion haben Arten mit Invertebratennahrung signifikant tiefere Werte als Arten mit Vertebratennahrung. Am Magenende sind die Verhältnisse umgekehrt. Die opportunistischen Arten *Echis carinatus* und *Vipera ursinii* entsprechen im vorderen Magenbereich der ersten Gruppe, im hinteren Abschnitt der zweiten Gruppe (Tab.16).

Wesentlich geringere Stärken wurden bei der äusseren Längsmuskelschicht gemessen. Die Werte bleiben über die gesamte Magenlänge konstant. Auch hier weisen Arten mit Vertebratennahrung höhere Werte auf (Tab.16).

3.4.3. pH Werte

Bei 4 fastenden *Vipera latasti* wurden auf der Magenmucosa pH-Werte von 4-6 gemessen; 24 Stunden nach einer Fütterung traten dagegen bei der gleichen Art sehr tiefe pH Werte (1-2) auf (Tab 23).

Skoczylas (1978) gibt für die Magensekrete verschiedener Reptilienarten pH-Werte von 2-6 an. Im Vergleich dazu erscheinen die hier gemessenen Werte sehr tief.

3.4.4. Diskussion

Da die hochkinetische, auf den Verzehr grosser Beutetiere optimierte Schädelregion der Schlangen keine mechanische Bearbeitung der Nahrung durch die Kiefer zulässt, gelangen die Nahrungstiere unzerkleinert in den Magen (Billing, 1979). Dies stellt hohe Ansprüche an die Dehnbarkeit und die Bemuskelung dieses Organs und die Wirksamkeit der proteolytischen Magensekrete, welche nur an der Oberfläche der Nahrungstiere angreifen können (Skoczylas, 1978).

An den hier untersuchten Schlangemägen konnten verschiedene Adaptationen an diese spezielle Ernährungsweise nachgewiesen werden. Eine zentrale Bedeutung hat dabei der dem Magen vorgeschaltete Nahrungsspeicher, der die Aufnahme von Beutetieren erlaubt, deren Grösse das Magenvolumen übersteigt.

Erwartungsgemäss weist der Magen die stärkste Bemuskelung des gesamten Verdauungstraktes auf. Ein Vergleich der verschiedenen Nahrungsgruppen zeigt deutlich, dass die dominierende Schicht, das Stratum circulare der Tunica muscularis, mit der Beutegrösse korreliert ist. Arten mit Vertebratennahrung sind in der Fundusregion signifikant stärker bemuskelt, als Arten mit Invertebratennahrung.

Bei der zweiten Gruppe beobachtet man hingegen eine bemerkenswerte Verstärkung der Pylorusmuskulatur. Eine mögliche Erklärung gibt Skoczylas (1978); er weist darauf hin, dass im Magen, wegen des tiefen pH, keine Chitinaseaktivität möglich ist. Insektivore Arten müssen deshalb die Chitinpanzer ihrer Beutetiere, vor dem Eintritt in den Mitteldarm, durch die Pylorusmuskulatur zertrümmern. Ähnliche Verstärkungen der Pylorusmuskulatur wurden bei verschiedenen anderen insektivoren Reptilienarten beschrieben (Greschik, 1918, Robb, 1960, Amer & Ismail, 1976, Chou, 1977). Die Verhältnisse bei den opportunistischen Arten, *Echis*

carinatus und *Vipera ursinii*, zeigen, dass die jeweils am schwierigsten aufzuschliessende Nahrungssorte den Differenzierungsgrad des Organes bestimmt. Bei ihnen wurde sowohl die Fundus-, als auch die Pylorusregion verstärkt.

Vergleicht man die Magendimensionen, so fallen einerseits die signifikant breiteren Mägen bei den Arten mit Vertebratennahrung, andererseits die zum Teil verlängerten Mägen der insektivoren Arten auf (Abb.5). Dies weist auf eine Abhängigkeit der Magengrösse von verschiedenen Faktoren hin.

Neben Anpassungen an grosse sperrige Nahrungsbrocken sind Adaptationen an Beutetiere mit schlechtem Nährwert denkbar. Unter der Annahme, dass eine solche Nahrung besonders effizient verwertet werden muss (Ziswiler, 1981, 1985) und dass insektivore Schlangen die chitinösen Exoskelette ihrer Beutetiere im Magen nicht aufschliessen können (Skoczylas, 1978), wäre eine Vergrösserung des sezernierenden Epithels bei dieser Gruppe angezeigt.

Das Oberflächenepithel des Magens der hier untersuchten Henophidia- und Caenophidia-Arten erscheint im Vergleich zu entsprechenden Strukturen bei den übrigen Reptilienarten, massiv verstärkt; die distalen Schleimtheken sind zudem verlängert und wirken deshalb schlanker. Während hier durchschnittliche Epithelstärken von 34.34μ gemessen wurden, betragen die Werte bei Schildkröten und Echsen $20-30\mu$ (Bishai, 1961, Thiruvathukal, 1965, Lupp, 1977). Eggel (1982) gibt für verschiedene Krokodile Epitheldicken in der Magenmitte von weniger als 20μ an. Das Oberflächenepithel der Scolecophidia-Arten weicht dagegen nicht von demjenigen der übrigen Reptilien ab. Wie die pH-Messungen bei *Vipera latasti* gezeigt haben, dürfte es sich bei den Epithelverstärkungen der

Henophidia- und Caenophidia-Arten um Anpassungen an Magensekrete mit sehr tiefem pH handeln.

Bereits Eisler (1889) stellte bei *Alligator mississippiensis* fest, dass die Schleimtheken der Epithelzellen oben geschlossen sind. Beguin (1902) beschreibt jedoch bei *Natrix natrix* distal offene Schleimtheken und schliesst damit auf einen merokrinen Sekretionsmodus. Obwohl mehrere neuere Arbeiten über die Mucosa des Reptilienmagens vorliegen (Gabe, 1972, Gabe & SaintGirons, 1972B, Ferri et al., 1974, 1974B), fehlen genaue Angaben über den Bau und die Funktion des Oberflächenepithels.

Die hier vorliegenden Ergebnisse zeigen jedoch klar, dass ein merokriner Sekretionsmodus ausgeschlossen werden kann. Weder im histologischen Schnitt (Abb.18) noch in der REM-Aufsicht (Abb.31) beobachtet man offene Schleimtheken mit Sekretaustritt.

Das Fehlen von Erneuerungszellen sowie die Präsenz von Magengrübchen weisen auf eine holokrine Sekretion mit Zellproliferation aus den Foveolae gastricae hin, wie Lipkin (1981) sie beim Menschen beschreibt.

Thiruvathukal (1965) unterscheidet in den Fundusdrüsen einiger Schildkrötenarten zwei verschiedene seröse Zelltypen: Hauptzellen als Pepsinogenbildungsorte sowie Belegzellen als Salzsäureproduzenten. Zu den gleichen Ergebnissen kommen Amer & Ismail (1976) bei *Agama stellio*. Dies würde den Verhältnissen bei den Mammalia entsprechen. Partsch (1877) und Schulz (1963) beschreiben Belegzellen in den Oesophagaldrüsen von *Rana esculenta*, die Hauptzellen lokalisieren sie in den Fundusdrüsen. Bei sämtlichen hier untersuchten Schlangenarten konnte, ausser den hellen Schleimzellen, histologisch nur ein Zelltyp nachgewiesen werden. Die positiven Reaktionen mit der Tryptophanfärbung nach Glenner & Lillie (1957) und der Carboanhydrasefärbung nach Häusler (1957) weisen auf eine Doppelfunktion dieser Zellen als Pepsinogen- und Salzsäure-

produzenten hin. Dies steht in Einklang mit den Ergebnissen von Gabe & SaintGirons (1972B), SaintGirons (1976) und Luppa (1977). Auch bei Vögeln scheint diese Sekretionsart die Regel zu sein (Ziswiler, 1985).

Da die Magensekrete, nur an der äusseren Oberfläche der Nahrung angreifen können und deshalb einen geringen Wirkungsgrad erreichen, haben verschiedene Schlangenarten Gifte mit proteolytischen Eigenschaften entwickelt (Elliott, 1978). Diese Enzyme ermöglichen, nach einer Injektion durch die Giftzähne, einen Aufschluss der Nahrung von innen her.

3.5. Mitteldarm

3.5.1. Grobmorphologie

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Fischen (Zihler, 1982), Krokodilen (Eggel, 1982) und Vögeln (Gadow, 1889, Landolt, 1984), scheint der Schlangendarm eher zufällig als nach strengen Regeln aufgewunden zu sein. Einzig im vordersten, an den Pylorus anschliessenden Darmabschnitt kann eine gewisse Regelmässigkeit beobachtet werden. Während dieser Abschnitt bei den Scolecophidia-Arten und den Viperidae stets gerade nach kaudal verläuft (Tab.4, Abb.9b), kann er bei gedrungenen Henophidia- und bei einigen Caenophidia-Arten nach rostral orientiert sein; er bildet aber keine, das Pankreas umschliessende Duodenalschlaufe (Abb.9c).

Die Zahl der Darmschlingen wird durch die relative Darmlänge und die Platzverhältnisse in der Leibeshöhle bestimmt. Allgemein beobachtet man den Trend zu einer Reduktion der Schlingen. Während bei gedrungenen Arten bis zu 12 markante Schlingen auftreten können, nimmt der Darm bei langgezogenen Formen oft einen völlig geradlinigen Verlauf. Beim vorliegenden Vergleichsmaterial trifft dies für *Imantodes cenchoa*, *Opheodrys aestivus*, *Psammophis schokari* und *Sibon nebulata*, innerhalb

der Infraordo Caenophidia und für die Henophidia-Arten *Chondropython viridis*, *Liasis albertisii*, *Epicrates striatus* und *Epicrates cenchria* zu (Tab.4). Schlingen vermisst man auch im stark verkürzten Darm von *Dasypeltis scabra* (Billing&Ziswiler,1981).

Grunwald (1931) findet bei *Sphenodon punctatus*, bei *Alligator mississippiensis* und bei sämtlichen, von ihm untersuchten Echten, eine charakteristische, den ventralen Pankreaslappen umschliessende Ansa duodenalis. Crook&Parsons (1980) bilden Duodenalschlingen bei Amphisbaeniden ab. Im Gegensatz zu diesen Angaben, scheinen Duodenalschlingen bei Schlangen generell zu fehlen; sie konnten bei keiner der hier sezierten Schlangenarten nachgewiesen werden.

Ein Vergleich der relativen Darmlängen ergibt weder zwischen verschiedenen Nahrungsgruppen noch zwischen systematischen Gruppen signifikante Unterschiede. Auffallend sind jedoch die Verhältnisse bei *Acrochordus javanicus* und bei *Erpeton tentaculum*. Der Mitteldarm dieser Arten ist stark verlängert und verjüngt, bei *Acrochordus javanicus* zudem spiralartig aufgewunden (Tab.2, Abb.11).

Am hier vorliegenden Vergleichsmaterial konnten drei klar unterscheidbare Faltenmuster nachgewiesen werden :

1. Mäandernde Längsfalten, welche im mittleren Darmabschnitt in Zickzack- und gegen den Enddarm hin in gerade Längsfalten übergehen (Abb.14c).
2. Fingerförmige, meist quer orientierte Zotten, welche gegen kaudal ebenfalls in Zickzack- und gerade Längsfalten übergehen (Abb.14a,b).
3. Massive Schräglamellen mit niedrigen Querverbindungen (Abb.14d).

Bei sämtlichen Caenophidia-Arten tritt das Faltenmuster 1 auf; bei *Bitis arietans* und bei *Causus rhombeatus* allerdings in leicht modifizierter Form.

Hier sind die quer verlaufenden Elemente stark überhöht und bilden zottenartige Fortsätze.

Das Schleimhautrelief der Scolecophidia- und der meisten Henophidia-Arten entspricht dem Muster 2. Ausnahmen bilden *Anilius scytale*, *Cylindrophis maculatus*, *Cylindrophis rufus* und *Topidophis haetianus*, mit Mäanderfalten (Tab. 4). *Acrochordus javanicus* weist als einzige Art das Faltenmuster 3 auf.

Wurth&Musacchia (1964) und Thiruvathukal (1965) weisen darauf hin, dass der histologische Aufbau der Falten im Mitteldarm der Reptilien keine Homologisierung mit den Falten des Säugerdarmes erlaubt. Sie schlagen deshalb die Bezeichnung Villifalten vor.

Die REM-Untersuchungen zeigen, dass die gesamte innere Oberfläche des Darmes mit einer feinen Sekundärstruktur überzogen ist (Abb. 20).

3.5.2. Mikroskopisch-anatomischer Bau

Die Lamina epithelialis besteht aus einem einfachen Zylinderepithel von durchschnittlich $36.63 \pm 8.30 \mu$ Stärke. An ihrem Aufbau sind hauptsächlich zwei Zelltypen beteiligt. Kleine, distal gelegene Becherzellen sowie hochprismatische Saumzellen mit grossem ovalem Kern im basalen Zellviertel und distalem Mikrovillisaum (Abb.35). Daneben infiltrieren zahlreiche Lymphozyten das Epithel.

Paneth'sche Zellen scheinen, wie bereits Lupp (1977) feststellt, bei Schlangen zu fehlen. Sie konnten bei keiner der hier untersuchten Schlangenarten nachgewiesen werden.

In kaudaler Richtung beobachtet man eine massive Zunahme der Becherzellendichte und der Schleimthekengrösse (Tab.17,Tab.18). *Acrochordus javanicus* und in geringerem Masse *Erpeton tentaculum* weichen von diesem Schema ab. Bei ihnen sind Becherzellen zu Beginn des

Darmes und beim Übergang zum Enddarm in hoher Dichte vorhanden. Im mittleren Darmabschnitt treten sie etwas zurück (Tab.17).

In einer breit angelegten Studie an Echsen konnten Gabe&SaintGirons (1972) aufzeigen, dass die Becherzellen des Darmes jeweils eine für bestimmte systematische Gruppen spezifische, von der Ernährungsweise aber unabhängige, Schleimzusammensetzung aufweisen. Zihler (1981) und Labhart&Ziswiler (1979) kamen bei Fischen zu ähnlichen Ergebnissen. Die Becherzellen der hier untersuchten Schlangenarten enthalten Gemische aus neutralen und sauren Mucinen. Dabei beobachtet man den Trend zu einer Reduktion der Sialomucine. Während Sialo- und Sulfomucine bei den Typhlops- und Leptotyphlops-Arten noch in gleichen Mengen vorkommen, sind die Sialomucine bei den Henophidia-Arten leicht, bei den Caenophidia-Arten stark untervertreten. Bemerkenswert ist der hohe Gehalt an Sialomucinen bei *Acrochordus javanicus* (Tab.10).

Das Plasma der Saumzellen färbt mit Alzianfarbstoffen nicht an und reagiert, mit Ausnahme einiger Körner, PAS-negativ.

Aus Tab.7 geht hervor, dass die Lamina muscularis mucosae keine zusammenhängende Schicht bildet. Sie besteht aus einzelnen, meist längs orientierten Fasern.

In der Lamina propria und der Tunica submucosa verlaufen zahlreiche Blut- und Lymphgefäße. Daneben findet man grössere Lymphozytenansammlungen. Grössere Blutgefäße liegen bevorzugt an der Falten- bzw. Zottenbasis.

Lieberkühn'sche Krypten haben bei Reptilien eine geringe Verbreitung. Sie wurden vereinzelt bei Schildkröten und Krokodilen beschrieben (Beguín,1902, Vialli,1929, Ballmer,1949, Luppá,1977, Eggel,1982). Angaben über ihr Vorkommen sind kontrovers, da sie in histologischen Schnitten nur schwer von tiefen Epitheleinfaltungen zu unterscheiden sind.

Bei Echsen und Schlangen scheinen sie allgemein zu fehlen (Greschik,1918, Vialli,1929, Robb,1960, Bishai,1961, Johnson,1967, Amer&Ismail,1976, Ferri et al.1976, Chou,1977, Martin-Lacave et al.1982). Sie konnten auch bei keiner der hier untersuchten Schlangenarten nachgewiesen werden.

Im Mitteldarm wird eine zweischichtige Tunica muscularis ausgebildet. Das innere Stratum circulare erreicht dabei etwa die doppelte Stärke der Längsschicht. Die Werte bleiben über die ganze Darmlänge konstant. Eine bemerkenswerte zusätzliche Verstärkung der Ringschicht beobachtet man bei *Erpeton tentaculum* und bei *Acrochordus javanicus* (Tab19).

3.5.3. Diskussion

Die Aufgabe des Mitteldarmes besteht einerseits im weiteren enzymatischen Abbau der Nahrung, andererseits aber vor allem in der Resorption der Nährstoffe. Die hierzu notwendige Oberflächenvergrößerung des resorbierenden Epithels wird durch Schleimhautauffaltungen und durch einen dichten Microvillisaum erreicht (Ziswiler,1985).

Bei Vertebraten beobachtet man den Trend, die Kontaktzone zwischen dem Chymus und dem resorbierenden Epithel durch ein komplexeres Schleimhautrelief zu vergrößern. Anstelle von geraden Längsfalten werden Zickzack-, Mäander- und Netzfalten angelegt und diese schliesslich in Lamellen und Zotten aufgelöst (Ziswiler,1985). Die höchste Differenzierungsstufe, fingerförmige Zotten, wurde von einzelnen Arten der verschiedensten Vertebratengruppen erreicht (Jacobshagen, 1915,1920, Parsons&Cameron,1977, Ziswiler,1967,1969,1985).

Mäandrische oder im Zickzack angelegte Längsfalten herrschen bei Reptilien vor (Lüdicke,1964, Parsons&Cameron,1977, Eggel,1982). Zotten wurden bei einzelnen Schildkröten-, Echsen- und Schlangenarten

nachgewiesen (Robb,1960, Bishai,1961, Lüdicke,1964, Parsons&Cameron, 1977).

Parsons&Cameron (1977) konnten aufzeigen, dass keine Beziehung zwischen dem Darmrelief und der Nahrung eines Tieres besteht, dass einzelne Muster aber mit grosser Konstanz in Verwandtschaftsgruppen auftreten. Dies steht in Einklang mit den hier vorliegenden Ergebnissen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die als primitiv angesehenen Scolecophidia- und die meisten Henophidia-Arten das am höchsten differenzierte Darmrelief, fingerförmige Zotten, aufweisen, während bei den moderneren Caenophidia-Arten das ursprüngliche Zickzack-Muster persistiert.

Die Nahrung wird im Magen weitgehend zerkleinert und tritt als amorpher Brei (Chymus) in den Mitteldarm ein (Billing,1979). Adaptationen an die spezielle Ernährungsweise der Schlangen sind deshalb in diesem Verdauungstraktabschnitt nicht mehr zu erwarten.

In älteren Arbeiten wurde oft ein direkter Zusammenhang zwischen der relativen Darmlänge und der Nahrung eines Tieres vermutet.

Da einerseits alle Schlangen karnivor sind und andererseits die Oberfläche des resorbierenden Epithels auf mehreren Ebenen bestimmt wird (Ziswiler,1985), erstaunen die geringen interspezifischen Unterschiede beim hier vorliegenden Vergleichsmaterial nicht.

Eine Ausnahme bildet die afrikanische Eierschlange (*Dasypeltis scabra*), deren Nahrung praktisch frei von Ballaststoffen ist. Bei ihr konnte eine markante Darmverkürzung nachgewiesen werden (Billing,1979, Billing&Ziswiler, 1981).

Besondere Beachtung verdienen aber die völlig abweichenden Verhältnisse bei den beiden aquatischen Arten *Acrochordus javanicus* und *Erpeton tentaculum*. Ihr Darmrohr ist äusserst muskulös, stark verlängert und weist

einen geringen Durchmesser auf. Überdurchschnittlich lange Därme wurden auch bei aquatischen Säugern beschrieben (Starck,1982). Amphibisch lebende Schlangenarten, die ihre Beutetiere auf dem Land verschlingen, zeigen hingegen keine der oben erwähnten Differenzierungen (Wipf,1978, Billing,1979, Billing& Ziswiler,1981).

Die folgende Interpretation erscheint deshalb am plausibelsten :

Voll aquatisch lebende Tiere nehmen bei der Nahrungsaufnahme zwangsläufig grosse Mengen Wasser zu sich und stehen vor der Aufgabe, dieses wieder ausscheiden zu müssen. Mit der Verlängerung des Mitteldarmes und der Verjüngung seines Lumens wird die Darmpassagezeit des mit Wasser verdünnten Chymus verlängert und somit die Resorption und anschliessende Exkretion des überflüssigen Wassers ermöglicht. Bei *Acrochordus javanicus* wird eine zusätzliche Stauwirkung durch das starre, quer orientierte Lamellenrelief erreicht. Die überdurchschnittlich starke Ringmuskelschicht wird möglicherweise benötigt um den Chymus durch das enge Darmlumen transportieren zu können.

In den Krypten der Säuger wird der Sucus enteriticus sezerniert; es sind zudem Zonen intensiver Zellproliferation (Moog,1981). Anstelle von Krypten findet man bei den hier untersuchten Schlangenarten eine aus fein vernetzten Grübchen aufgebaute Sekundärstruktur. Johnson (1967) konnte bei *Sceloporus occidentalis*, einer Leguanart, deren Darm ebenfalls frei von Krypten ist, nachweisen, dass die Zellerneuerung an der Basis solcher Grübchen erfolgt.

3.6. Colon

3.6.1. Grobmorphologie

Der Beginn des Colons ist entweder durch die Lage des Blinddarms oder falls dieser fehlt, durch eine sphinkterartige Verengung des Darmrohres und eine anschliessende starke Lumenerweiterung gekennzeichnet (Abb.10a,b), ausserdem wird hier das Schleimhautrelief grobmaschiger. Neben unregelmässig längs- oder schrägverlaufenden Strukturen können Staufen in Form hoher Quer- oder Ringfalten auftreten (Tab.4). Allgemein beobachtet man jedoch eine geringe Merkmalskonstanz. Dies lässt sich einerseits mit der hohen Dehnbarkeit des Colons, andererseits mit der ephemeren Natur des Schleimhautreliefs erklären.

Im Gegensatz zu den Säugern, deren Blinddärme Ausstülpungen der ventralen Darmwand sind, bilden die Reptilien ein Dorsalcaecum aus. Dieses scheint in den meisten Reptilgruppen verbreitet zu sein, es wurde bei *Sphenodon punctatus*, bei Krokodilen, bei Schildkröten und bei den meisten Sauria- und Amphisbaenia-Arten nachgewiesen (Beguin,1902, Greschik, 1918, Jacobshagen,1920, Grunwald,1931, Johnson,1967, Staeger,1974, Meuli,1977, Amer&Ismail,1976, Crook&Parsons,1980, Eggel,1982 Eglin,1984).

Hinweise auf ein Vorkommen bei Schlangen sind dagegen selten. Robb (1960) erwähnt ein Caecum bei verschiedenen australischen Typhlops-Arten, Heyder (1974) bei *Typhlops vermicularis*.

Bei den hier untersuchten Schlangenarten beobachtet man den Trend, die Blinddärme zu reduzieren. Sie fehlen bei den Viperidae, bei *Acrochordus javanicus* und bei den meisten Colubridae. Bemerkenswert ist hingegen die hohe Konstanz, mit der diese Struktur bei den Henophidia- und den Scolecophidia-Arten persistiert (Tab.4).

3.6.2. Mikroskopisch-anatomischer Bau

Histologisch gliedert sich das Colon nahtlos an den kaudalsten Abschnitt des Mitteldarmes an. Weder im Schichtenaufbau noch auf zellulärer Ebene treten markante Unterschiede auf.

Dem bereits im Mitteldarm bestehenden Trend, die Schleimzellen in kaudaler Richtung zu vermehren, folgend, treten hier Becherzellen in hoher Dichte auf (Abb.36). Ausnahmen bilden die beiden Vipernarten, *Echis carinatus* und *Cerastes vipera*. Bei ihnen wurden die Becherzellen zugunsten der resorbierenden Saumzellen reduziert (Tab.21).

Die Schleimtheken enthalten Gemische aus neutralen und sauren Mucinen. Bei *Tropidophis haetianus* überwiegen Sialomucine, bei allen andern Arten die Sulfomucine (Tab.10).

Im kaudalsten Abschnitt des Colons, kurz vor der Einmündung in die Kloake, nimmt die Stärke des Epithels deutlich ab. Bei einigen Arten tritt hier bereits das für die Kloake typische mehrschichtige Epithel auf.

Luppa (1977) beschreibt Unterschiede im Oberflächenepithel zwischen den Colubroidea einerseits und den Boidae, Typhlopidae und Leptotyphlopidae andererseits. Diese Angaben können hier nicht bestätigt werden. Möglicherweise beruhen diese Unterschiede auf dem Vergleich verschiedener Colonabschnitte.

Die Lamina propria und die Tunica submucosa sind stark vaskularisiert. Oft treten grössere Lymphozytenansammlungen auf, welche bis ins die Epithelschicht vordringen.

Verglichen mit den Verhältnissen im Mitteldarm ist die Schleimhautmuskulatur hier deutlich stärker entwickelt (Tab.7). Bei der Tunica muscularis fallen wiederum die sehr hohen Werte bei *Acrochordus javanicus* und bei *Erpeton tentaculum* auf (Tab.22).

3.6.3. Diskussion

Bei Schlangen dient das Colon in erster Linie der Rückresorption von Wasser und Elektrolyten (Junqueira et al., 1966). Ernährungsbedingte Unterschiede, wie Henke (1975) sie bei Agamen und Leguanen nachweisen konnte, haben hier eine geringe Bedeutung, da alle Schlangen karnivor sind. Erwartungsgemäss konnten zwischen den verschiedenen Nahrungsgruppen keine signifikanten Grössenunterschiede nachgewiesen werden. Zum gleichen Ergebnis kommt man aber auch bei einem Vergleich von aquatischen und terrestrischen Arten oder bei einem Vergleich hygrophiler und xerophiler Arten. Dies kann zum Teil mit der geringen Konstanz dieses Merkmales erklärt werden. Interessant sind hingegen die histologischen Befunde bei den beiden xerophilen Arten, *Cerastes vipera* und *Echis carinatus*, die eine erhöhte Dichte der resorbierenden Saumzellen aufweisen.

Blinddärme haben bei Schlangen rudimentären Charakter. Es sind einfache dorso-rostrale Aussackungen des Colons, denen kaum eine funktionelle Bedeutung beigemessen werden kann.

Eine Ausnahme bilden die Scolecophidia-Arten. Bei ihnen sind die Blinddärme vergrössert und stets prall mit Chitinskeletten gefüllt. Dies weist auf einen Chitinabbau hin, wie Skoczylas (1978) ihn bei diesen Arten für möglich hält.

3.7. Kloake

3.7.1. Grobmorphologie

Die Kloake wird durch den Sphincter analis klar vom Colon abgetrennt. Sie besteht aus dem geräumigen Urodäum, in welches die Urogenitaltrakte und das Colon münden und aus dem engen, zur Kloakenöffnung führenden Proktodäum.

In der Kloakenregion tritt ein markanter Sexualdimorphismus auf. Bei den Weibchen bildet das Urodäum eine dorso-rostrale Aussackung, den Sinus genitales, an dem die Ovidukte ansetzen. Die Ureteren münden auf einer kaudal leicht überhängenden Papille in der Dorsalwand des Urodäums (Abb.37). Bei den hier untersuchten Caenophidia-Arten verschmelzen die beiden Eileiter und erweitern sich sukzessive zum Sinus genitales (Abb.12b). Der männlichen Kloake fehlt ein Genitalsinus, Harn- und Samenleiter münden auf der Urogenitalpapille im dorsalen Urodäum (Abb.12a,c,d).

Das Colon setzt ventral, bei männlichen Caenophidia-Arten manchmal dorso-rostral, am Urodäum an. Bei den Scolecophidia-Arten ist die Mündungsstelle nach kaudal, gegen die Kloakenöffnung hin, verschoben (Abb.12d).

3.7.2. Mikroskopisch-anatomischer Bau

Das Urodäum ist mit einem mehrschichtigen, mukösen Epithel ausgekleidet. Bei den Caenophidia-Arten besteht die distalste Epithelschicht aus kubischen Zellen mit geringem Schleimgehalt (Abb.38). Darunter liegen mehrere Schichten undifferenzierter Zellen mit grossen rundlichen Kernen. Bei den Scolecophidia- und Henophidia-Arten, sowie bei *Acrochordus javanicus* ist die äusserste Epithelschicht aus hochprismatischen Zellen mit hexagonaler

Schleimtheke und hochovalem, basal gelegennem Kern aufgebaut (Abb.39).

Die Schichtung ist hier weniger stark ausgeprägt.

In Tab.10 sind die Ergebnisse der Schleimfärbungen aufgeführt. Sie zeigen neutrale und saure Mucopolysaccharide an; dabei überwiegen innerhalb der sauren Schleime die Sialomucine.

Die Tunica submucosa ist nahezu frei von Blutgefäßen. Sie ist bei weiblichen *Caenophidia*-Arten deutlich verstärkt.

Eine geringe Variabilität zeigt die Bemuskelung der Kloake. Allgemein ist die Ringschicht der Tunica muscularis kräftig entwickelt. Die übrigen Schichten, vor allem die Schleimhautmuskulatur, sind von geringer Bedeutung.

Im Proktodäum ändert die Struktur der Lamina epithelialis; anstelle des mukösen Epithels tritt geschichtetes, zum Teil keratinisiertes, Plattenepithel auf (Abb.40).

3.7.3. Diskussion

Vergleichend anatomische Untersuchungen an der Kloake werden durch jahreszeitliche Modifikationen und durch Sexualdimorphismus erschwert (Gadow,1887, Unterhössel,1902, Gabe&SaintGirons,1965). Da mir in dieser Hinsicht zu wenig Untersuchungsmaterial zugänglich war, kann dieses Organsystem hier nur summarisch behandelt werden.

In Anlehnung an Gadow (1887) unterteilt Unterhössel (1902) die Reptilienkloake in drei Abschnitte. Von kranial nach kaudal unterscheidet er das Koprodäum, das Urodäum und das Proktodäum. Während die beiden hinteren Abschnitte klar definiert sind, fehlen Kriterien zur Abgrenzung des Koprodäums vom vorhergehenden Colon. Gabe&SaintGirons (1965) betrachten deshalb das Koprodäum als Teil des Dickdarmes und lassen den Begriff fallen.

Am vorliegenden Vergleichsmaterial konnte diese Ansicht bestätigt werden. Urodäum und Proktodäum bilden die Kloakenkammer, in welche die Urogenitaltrakte und das Colon einmünden. Gegen den übrigen Verdauungstrakt ist sie durch den Sphincter analis abgetrennt.

Bei einigen der hier untersuchten Arten ändert das Saumzellenepithel bereits im hintersten Colonabschnitt in das für die Kloake typische mehrschichtige Epithel. Bei *Boa constrictor* ist diese Region durch eine Ringfalte vom übrigen Colon abgetrennt und liegt ventral des Urodäums (Abb.12c). Dieser Abschnitt könnte dem Koprodäum Gadow's entsprechen; er ist aber funktionell eindeutig ein Teil des Colons. Lüdicke (1964) zählt ihn dagegen zum Urodäum und bezeichnet dieses als zweikammerig.

Gabe&SaintGirons (1965) geben an, dass die genaue Abgrenzung des entodermalen Urodäums vom ektodermalen Proktodäum nur an Embryonalstadien möglich ist. Sinnvoller erscheint jedoch eine Unterteilung auf Grund des verschiedenen Oberflächenepithels.

Nach SaintGirons (1976) münden die Urogenitaltrakte bei den Anguinomorpha von ventral ins Urodäum. Diese Gruppe unterscheidet sich dadurch klar von allen hier untersuchten Schlangenarten.

4. SCHLUSSDISKUSSION

4.1. Frühevolution und Radiation der Serpentes:

Die Frühevolution der Serpentes ist fossil schlecht dokumentiert (Dowling,1959, Guibé,1970) und man ist immer noch weitgehend im Unklaren über den Ursprung, das Aussehen und die Lebensweise der Frühformen. Das älteste gut erhaltene Fossil, *Dinilysia patagonica* aus der Oberen Kreide Patagoniens, eignet sich nicht zur Klärung der Schlangephylogenie (Estes et al.,1970, Dowling, 1959).

Ohne Zweifel stehen die Serpentes den Sauria nahe; Affinitäten bestehen zu den Geckota und Platynota (Bellairs&Underwood,1951, Guibé,1970, Senn &Northcutt,1973, Greer,1985), dennoch lassen sie sich kaum von einer rezenten Sauria-Gruppe direkt ableiten (Bellairs&Underwood,1951, Rieppel,1979B,1980B). Verschiedene Befunde aus der Vergleichenden Anatomie weisen auf kleine grabende Schlangenvorfahren mit rein insektivorer Ernährungsweise hin, welche bereits im frühen Mesozoikum entstanden wären (Mahendra,1938, Walls,1940, Walls,1942, Bellairs&Underwood, 1951, Underwood, 1970, Rieppel, 1978, 1980B).

Mit der Entfaltung der modernen Tetrapoden im Tertiär einerseits und der Spezialisierung auf verhältnismässig grosse Beutetiere andererseits wurden den Schlangen neue Ressourcen zugänglich (Schmidt,1950, Frazetta,1970, Rieppel,1978).

Die Extremitätenreduktion und der daraus resultierende Verlust des Schultergürtels, des wichtigsten Engpasses des Nahrungsweges, waren die Voraussetzung für eine Reorganisation des Ernährungssystems, welche die Spezialisierung auf grosse Beute erlaubte. Neben der Kinetisierung der Schädelregion und der Entwicklung neuer Organstrukturen zur Ortung und Abtötung der Beutetiere waren Modifikationen des Verdauungstraktes von

zentraler Bedeutung. Der Oesophagus wurde auf extremste Dehnbarkeit optimiert, sein kaudalster Abschnitt in einen geräumigen Nahrungsspeicher umkonstruiert. Dieser ist mit einem speziellen Epithel ausgekleidet, welches das Einfließen von Magensäure zur Konservierung der Beutetiere erlaubt. Bei allen hier untersuchten Arten, ausser den Scolecophidia, konnte eine markante Verstärkung des Magen- und Speicherepithels, als Schutz vor Selbstverdauung, nachgewiesen werden. Als weitere Evolutionstrends beobachtet man den generellen Verlust der Duodenalschleife, die Anlage eines kugelförmig kompakten Pankreas, Tendenzen zur Reduktion des Caecums in den höher evoluierten Taxa, sowie die Feingliederung des Darmreliefs in fingerförmige Zotten bei den Scolecophidia-Arten, den Boidae, den Xenopeltidae und bei *Rhinophis oxyrhynchus* (Uropeltidae).

4.2. Wertung der taxonomischen Merkmale

Arbeiten zur Klassifikation der Schlangen basieren stets auf der Hypothese einer Abstammung von kleinen grabenden Formen (Mahendra,1938, Bellairs&Underwood,1951, Rieppel,1978). Obwohl eine Unterscheidung von ursprünglichen und sekundär erworbenen Grabadaptationen problematisch ist, wurden solche Anpassungen oft einseitig stark als plesiomorphe Merkmale gewichtet (Dowling,1959).

Mit dem Verdauungstrakt steht nun ein Merkmalskomplex zur Verfügung, der von grabender Lebensweise weitgehend unabhängig evoluierte. Vergleiche mit anderen Lepidosauriagruppen können Hinweise auf ursprüngliche und abgeleitete Merkmale geben.

Verschiedene Organe des Verdauungstraktes wurden bei den Schlangen in Anpassung an die langgezogene Körperform einerseits und an die spezielle Ernährungsweise andererseits modifiziert.

Bei den Rhynchocephalia, Sauria und Amphisbaenia ist das Pankreas als lappenförmiges Organ in die Ansa duodenalis eingebettet (Grunwald, 1931, Crook & Parsons, 1980). Mit der Streckung des Verdauungskanales und dem daraus resultierenden Verlust der Duodenalschleife erfolgte bei den Schlangen eine Umstrukturierung des Pankreas zu einem kugelförmigen Organ, das dem Pylorus eng anliegt.

Ein Vergleich mit anderen Reptilgruppen zeigt, dass bei den Henophidia- und Caenophidia-Arten das schleimproduzierende Oberflächenepithel des Magens massiv verstärkt wird. Dieser erhöhte Schutz vor Selbstverdauung erlaubt die Ausschüttung von Verdauungsekreten mit sehr tiefem pH-Wert und hoher Enzymaktivität, als Anpassung an überdimensional grosse Nahrungsbrocken.

Tubulöse Fundusdrüsen mit einer Halszone aus hellen Zellen sind bei den Amphibien und Reptilien am weitesten verbreitet (Partsch, 1877, Beguin, 1902, Greschik, 1918, Staley, 1925, Bishai, 1961, Luppá, 1977). Die alveolären Drüsen der Scolecophidia-Arten können deshalb als Neubildungen angesehen werden.

Längs- oder Netzfalten werden als die ursprünglichsten Schleimhauterhebungen des Mitteldarmes der Amphibien und der höheren Vertebraten angesehen (Jacobshagen, 1915, 1920, Parsons & Cameron, 1977, Ziswiler, 1985). Durch eine Auflösung dieses Reliefs in Zotten wird eine Vergrößerung der Kontaktzone zwischen dem Oberflächenepithel und dem Chymus und dadurch eine effizientere Verdauung erreicht. Diese Entwicklung beobachtet man in den verschiedensten Vertebratengruppen (Ziswiler, 1985). Eine rückläufige Entwicklung, bei der Zotten wieder zu Längsfalten verschmelzen, erscheint dagegen wenig sinnvoll. Es scheint deshalb angebracht, auch bei Schlangen, Längsfalten als ursprüngliche Strukturen, Zotten dagegen als Neubildungen zu betrachten. Das starre

Schräglamellenrelief der Acrochordidae ist einmalig innerhalb der Schlangen und wird hier als Adaptation an die voll aquatische Lebensweise gewertet. Eine Ableitung von einem der beiden obigen Muster ist aufgrund dieser Untersuchung nicht möglich.

Der Oesophagus der Amphibien und Reptilien ist mehrheitlich mit einem Flimmerepithel ausgekleidet (Beguín,1904, Partsch,1877, Schulz,1963, Luppá,1977). Mehrschichtiges, distal abgeplattetes Epithel, stellt eine Adaptation an starke mechanische Beanspruchung dar und kann als abgeleitet angesehen werden.

Bei den Serpentes besteht ein Trend, verschiedene Strukturen des allgemeinen Tetrapodenbauplanes zu reduzieren. Solche Reduktionsmerkmale sind erfahrungsgemäss von geringerer taxonomischer Bedeutung als Neubildungen; sie weisen aber, falls sie persistieren, auf einen diesbezüglich ursprünglichen Zustand hin.

Beachtung verdient in diesem Zusammenhang das dorsale Caecum. Es wird bei den meisten Lepidosauria-Arten als gut erkennbare Struktur angelegt und hat möglicherweise eine funktionelle Bedeutung (Grunwald,1931, Eggel,1982, Beguín,1902, Greschik,1918, Jacobshagen,1920, Grunwald,1931, Johnson,1967, Staeger,1974, Meuli,1977, Amer&Ismail, 1976, Crook and Parsons,1980, Eglin,1984). Bei Schlangen haben Blinddärme dagegen nur mehr rudimentären Charakter; sie treten aber in einzelnen Familien mit grosser Konstanz auf. Dies steht im Widerspruch zu Guibé (1970), der dieser Struktur keinen taxonomischen Wert beimisst.

Gabe&SaintGirons (1972) konnten in den Becherzellen des Mitteldarmes gruppenspezifische Unterschiede in der Schleimzusammensetzung nachweisen. Bei den hier untersuchten Schlangengattungen beobachtet man mit zunehmender Evolutionshöhe eine Tendenz zur Abnahme der Sialomucine. Obwohl keine Angaben über die Funktion der einzelnen Schleim-

komponenten vorliegen, hat dieses Merkmal eine gewisse Bedeutung bei der Beurteilung unsicherer Taxas. Abb.24 gibt eine Aufstellung der für Schlangen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmale am Verdauungstrakt.

4.3. Bemerkungen zur Klassifikation der Serpentes

An der Monophylie der Infraordo Scolecophidia wurde verschiedentlich gezweifelt. Während die Leptotyphlopidae allgemein als Schlangen primitivster Prägung angesehen werden (Haas,1930,1959, Brock,1932, McDowell& Bogert,1954, Bellairs&Underwood,1951, Underwood,1967, Rieppel, 1978,1979B), besteht Unklarheit über die systematische Stellung der Typhlopidae. Verschiedene Autoren zweifeln sogar daran, dass es sich bei ihnen um Schlangen handelt (McDowell&Bogert,1954, Robb,1960, Heyder,1968B,1973).

Eine Mehrheit der Autoren betrachtet die Scolecophidia jedoch als frühen monophyletischen Seitenast der Schlangenevolution (Mahendra,1938, Bellairs&Underwood,1951, Underwood,1967, Bellairs,1969 Guibé,1970, Rieppel,1978,1979B).

Dies steht in Einklang mit meinen Ergebnissen. Die hier untersuchten Scolecophidia-Arten besitzen, das für Schlangen typische kugelig kompakte Pankreas, das sich klar vom lappenförmigen Pankreas der Sauria unterscheidet. Sie weisen aber noch nicht das verstärkte Magen- und Speicherepithel der Henophidia- und Caenophidia-Arten auf. Weitere Indizien für die Ursprünglichkeit dieser Gruppe sind die allgemein verbreitete Insektivorie und die trotz verhältnismässig schlanker Körperform stets gut entwickelten Blinddärme.

Gemeinsam abgeleitete Merkmale, wie mehrschichtiges, distal abgeplattetes Oesophagusepithel, alveoläre Fundusdrüsen und ein in Zotten aufgelöstes

Darmrelief, sprechen klar für eine monophyletische Entstehung der Gruppe.

Schwierigkeiten bereitet die Beurteilung des histologischen Aufbaus der Fundusdrüsen. Während die hellen Zellen bei den Leptotyphlopidae vollständig reduziert wurden, treten bei den hier bearbeiteten Typhlopidae, im Gegensatz zu der Angabe von Gabe&SaintGirons (1972B), solche Zellen auf. Sie bilden aber keine Halszone sondern sie liegen zwischen den dunklen Zellen im Drüsenkörper. Dies würde dem Drüsentypus der Sauria entsprechen (SaintGirons,1972B, SaintGirons,1976). Da bei den meisten Amphibien- und Reptilienarten Drüsenhäuse ausgebildet werden, muss die Anordnung der hellen Zellen bei den Sauria als abgeleiteter Zustand angesehen werden. Die Situation bei den Typhlopidae kann entweder als Konvergenz zu den Sauria oder als Zeichen einer gemeinsamen Abstammung verstanden werden. Diese letzte Aussage würde aber entweder die Annahme einer diphyletischen Entstehung der Serpentes oder die Annahme einer sekundären Aggregation der hellen Zellen zu einer Halszone bei den Henophidia und Caenophidia voraussetzen.

In der Infraordo Henophidia werden Schlangenfamilien mit unterschiedlichen Kombinationen von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen zusammengefasst; die Infraordo Caenophidia umfasst die höher evoluierten Taxa. Hinsichtlich ihres Verdauungstraktes unterscheiden sich diese beiden Gruppen klar von den Scolecophidia. Sie weisen als gemeinsam abgeleitetes Merkmal ein verstärktes Magen- und Speicherepithel auf, zudem treten hier stets tubulöse Fundusdrüsen mit einer deutlichen Halszone auf.

Indes treten die Unterschiede zwischen den beiden Infraordines in den Hintergrund. Sie beruhen grösstenteils auf Reduktionsmerkmalen. In Übereinstimmung mit dem allgemein ursprünglicheren Charakter sind bei

den Henophidia-Arten Blinddärme die Regel, während sie bei den moderneren Caenophidia meist fehlen. Ausserdem besteht bei den Caenophidia der Trend, die Sialomucine in den Becherzellen des Mitteldarmes zu reduzieren sowie die Mündungen der Fundusdrüsen auch ausserhalb der Foveolae gastricae anzulegen.

Bemerkenswert ist hingegen die Tatsache, dass zwei klar verschiedene Auffaltungsmuster des Mitteldarmes mit hoher familienspezifischer Konstanz vorkommen. Während bei den Boidae den Xenopeltidae und bei *Rhinophis oxyrhynchus* (Uropeltidae) fingerförmige Zotten auftreten, konnten bei den Aniliidae, bei *Tropidophis haetianus* (Tropidophidae) und bei allen Caenophidia-Arten Zickzackfalten nachgewiesen werden.

Unter der Annahme, dass Zotten nicht sekundär wieder zu Falten verschmelzen können, sind die Darmzotten der Boidae, Xenopeltidae und Uropeltidae als Neubildungen, die Falten der Aniliidae, Tropidophidae und Caenophidia hingegen als ursprüngliche Strukturen anzusehen. Dem Prinzip der minimalen Parallelentwicklung folgend, muss diese Zottenbildung als Konvergenz zu den Zotten der Scolecophidia betrachtet werden.

Den Aniliidae wird allgemein ein ursprünglicher Status zugesprochen (Haas, 1930, 1955, Mahendra, 1938, Underwood, 1976). Diese Ansicht wird bestärkt durch das älteste gut erhaltene Schlangenfossil, *Dinilysia patagonica*, welches Affinitäten zu den rezenten Aniliidae zeigt (Estes et al., 1970). Von diesem Stamm könnten die Boidae, Xenopeltidae und Uropeltidae einerseits, die Caenophidia, unter Beibehaltung des ursprünglichen Darmreliefs andererseits, abgezweigt sein. Die Tropidophidae, bereits durch Underwood (1976) von den Boidae abgetrennt, hätten sich dabei nur wenig vom Stamm entfernt.

Die geringen Unterschiede zwischen der Infraordo Henophidia und der Infraordo Caenophidia einerseits, sowie die grosse Verschiedenheit dieser

beiden Gruppen von der Infraordo Scolecophidia andererseits, sprechen klar für ein System, bei welchem die ursprüngliche Infraordo Scolecophidia den höher evoluierten Alethinophidia gegenüber gestellt wird. Die ehemalige Infraordo Henophidia kann aufgrund der verschiedenen Darmreliefs in die beiden Überfamilien Anilioidea und Booidea aufgeteilt werden. Eine weitere Überfamilie, die Colubroidea, entspricht der Infraordo Caenophidia. Sie zeichnet sich durch die oben erwähnten Merkmale aus (Abb.41).

Das Zottenmuster der Xenopeltidae bestätigt die allgemein verbreitete Ansicht, dass diese Gruppe den Boidae nahe steht (Mahendra,1938, Haas,1955, Underwood,1976). Die Uropeltidae zeigen hingegen Affinitäten zu den Aniliidae (Haas,1930, Bellairs,1969). Eine konvergente Zottenbildung kann deshalb bei der hier untersuchten *Rhinophis oxyrhynchus* nicht ausgeschlossen werden.

Acrochordus javanicus weist eine Vielzahl von Autapomorphien auf; ihre Einordnung ist deshalb problematisch (Rieppel,1979,1980). Tweedie (1957) und Groombridge (1984) stellen sie zu den Caenophidia, die Mehrheit der Autoren zählen sie dagegen zu den Henophidia (Underwood,1967, Bellairs,1969, Greene&Burghardt,1978).

Auch das Studium des Verdauungstraktes führt nicht zu grundlegend neuen Erkenntnissen. *Acrochordus javanicus* nimmt in praktisch allen Merkmalen eine Sonderstellung ein. Die meisten dieser Strukturen können als Ernährungsadaptationen, beziehungsweise als Anpassungen an die aquatische Lebensweise ausgelegt werden. Die vollständige Reduktion des dorsalen Caecums sowie die Anordnung der Fundusdrüsen, mit Drüsenmündungen ausserhalb der Foveolae gastricae, sprechen für eine nahe Verwandtschaft mit den Caenophidia; der hohe Gehalt an

Sialomucinen, in den Becherzellen des Mitteldarmes, weist hingegen zu den Henophidia hin.

Die hohe Zahl an Autapomorphien, speziell das für Schlangen einmalige Lamellenrelief des Mitteldarmes, lässt die Etablierung einer Überfamilie Acrochordoidea, wie Rieppel (1979) sie vorschlägt, als sinnvoll erscheinen (Abb.41).

5. ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden die Verdauungstrakte von 53 Schlangenarten aus 10 Familien grobmorphologisch und zum Teil licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Dabei konnten die wichtigsten systematischen Gruppen und verschiedene Ernährungsrichtungen berücksichtigt werden.

Von kranial nach kaudal lassen sich am Verdauungsrohr folgende Abschnitte gegeneinander abgrenzen :

Pars cervicalis des Oesophagus, Pars thoracica des Oesophagus, Nahrungsspeicher des Oesophagus, Magenfundus, Pylorus, Mitteldarm, Colon, Urodäum und Proktodäum. Bei einigen Schlangengruppen tritt zusätzlich ein Caecum als dorsorostrale Aussackung des Colons auf.

Die hier untersuchten Verdauungstrakte sind an die langgezogene Körperform der Schlangen angepasst. Der Oesophagus ist stets stark verlängert, der Magen spindelförmig gestreckt. Ausserdem besteht ein Trend zur Reduktion der Darmschlingen und des dorsalen Caecums. Bemerkenswert ist der generelle Verlust der Ansa duodenalis.

Im Vorderdarmbereich konnten verschiedene Adaptationen an grosse Beutetiere nachgewiesen werden :

Die Pars cervicalis des Oesophagus wurde auf extremste Dehnbarkeit optimiert; die Muskelschichten wurden dabei weitgehend reduziert.

Der kaudalste Oesophagusabschnitt bildet einen geräumigen, dem Magen vorgeschalteten Nahrungsspeicher, in welchen Magensekrete mit tiefem pH einfließen. Ein holokrin sezernierendes Schleimzellenepithel schützt diesen Abschnitt vor Selbstverdauung.

Bei einem Vergleich von Arten mit verschiedenen grossen Beutetieren zeigt sich, dass die Dehnbarkeit der Pars cervicalis und der Pars thoracica, die

Grösse und die Bemuskelung des Speichers sowie die Bemuskelung des Magenfundus an die Beutegrösse angepasst sind. Bei Opportunisten, welche sich sowohl von grossen als auch von kleinen Beutetieren ernähren, bestimmt die grösste Beutesorte das Ausmass der Organdifferenzierung.

Im Oesophagus der sich ausschliesslich von Ameisen und Termiten ernährenden Typhlopidae und Leptotyphlopidae tritt anstelle eines Flimmerepithels ein mehrschichtiges, distal abgeplattetes Epithel auf.

Bei *Acrochordus javanicus* und bei *Erpeton tentaculum* werden Adaptationen des Mitteldarmes an die voll aquatische Lebensweise beschrieben.

Bei den xerophilen Vipernarten, *Cerastes vipera* und *Echis carinatus*, konnte eine Reduktion der sezernierenden Becherzellen des Colons zugunsten der resorbierenden Saumzellen nachgewiesen werden.

Verschiedene Strukturen zeichnen sich durch eine hohe gruppenspezifische Konstanz aus :

Alle hier untersuchten Schlangenarten weisen ein kugelförmiges Pankreas auf, das sich klar vom lappenförmigen Pankreas der übrigen Lepidosauria-Arten unterscheidet.

Die Scolecophidia-Arten heben sich durch die unterschiedliche Histoarchitektur der Magendrüsen und des Oberflächenepithels des Nahrungsspeichers und des Magens von den Henophidia- und den Caenophidia-Arten ab.

Bei den Typhlopidae, den Leptotyphlopidae, den Boidae, den Xenopeltidae und bei *Rhinophis oxyrhynchus* (Uropeltidae) treten im Mitteldarm fingerförmige Zotten auf, während bei den Aniliidae, den Colubridae, den Viperidae, bei *Pelamis platurus* (Elapidae) und bei *Tropidophis haetianus* (Tropidophidae) das ursprüngliche Zickzackfaltenrelief persistiert.

Die Schleimzusammensetzung in den Becherzellen des Mitteldarmes und das Auftreten eines Dorsalcaecums geben weitere Hinweise zur Klassifikation der Schlangen.

Aufgrund dieser Merkmale wird ein Dendrogramm vorgeschlagen, bei dem die Infraordo Scolecophidia der Infraordo Alethinophidia, mit den Überfamilien Booidea, Anilioidea, Acrochordoidea und Colubroidea gegenübergestellt wird.

6. LITERATUR

AMER, F.I. and M.H. ISMAIL (1976) : Histological studies on the alimentary canal of the agamid lizard, *Agama stellio*. Ann. Zool. (Agra) 12 : 13 - 25.

ANDREN, C. (1982) : Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder, *Vipera berus*. Amphibia-Reptilia 3 : 81 - 96.

BALLMER, G.W. (1949) : The comparative histology of the enteron of some American turtles. Papers Mich. Acad. Sci. (Arts and Letters) 35 : 91 - 99.

BASOGLU, M. and I. BARAN (1980) : The reptiles of Turkey. Part II: The snakes. Bornova-Izmir. Ege Universitesi Matbaasi.

BEGUIN, F. (1902) : Contribution à l'étude histologique du tube digestive des reptiles. Rev. Suisse Zool. 10 : 251 - 397.

BEGUIN, F. (1904) : La muqueuse oesophagienne et des glandes chez les reptiles. Anat. Anz. 24 : 337 - 356.

BELLAIRS, A. (1969) : The life of reptiles. Vol. 2 : 283 - 572. Carrington, R. (ed.). Weidenfeld and Nicolson, London.

BELLAIRS, A. and G. UNDERWOOD (1951) : The origin of snakes. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 26 : 193 - 237.

BIELSCHOWSKY (1904) : Die Silberimprägnation der Neurofibrillen. J. Psych. Neurol. 3 : 169 - 189.

BILLING, H. (1979) : Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen am Verdauungstrakt nahrungsspezialisierter Schlangen. Diplomarbeit Univ. Zürich.

BILLING, H. und V. ZISWILER (1981) : Adaptationen am Verdauungstrakt extrem nahrungsspezialisierter Schlangenarten der Familie Colubridae. Rev. Suisse Zool. 88 (4) : 835 - 845.

BISHAI, H.M. (1961) : The anatomy and histology of the alimentary tract of the lizard, *Varanus griseus* Daud. Bull. Fac. Sci. Cairo Univ. 35 : 52 - 73.

BOGERT, C.M. (1968) : A new genus and species of dwarf boa from southern Mexico. Amer. Mus. Novitates 2354 : 1 - 38.

BONS, J. (1967) : Recherches sur la biogéographie et la biologie des amphibiens et des reptiles du Maroc. Unpubl. Diss. Univ. Montpellier.

BROADLEY, D.G. (1972) : The herpetology of southern Rhodesia. Part 1 : Snakes. Bull. Mus. Comp. Zool. 120 : 1 - 100.

BROADLEY, D.G. (1975) : The worm snakes (*Leptotyphlops*) of Africa. A taxonomic challenge. J. Herpetol. Assoc. Africa 13 : 10 - 12.

BROADLEY, D.G. (1982) : Predation on termites by African Caenophidian snakes. J. Herpetol. Assoc. Africa 27 : 8.

BROCK, G.T. (1932) : The skull of *Leptotyphlops nigricans*. Anat. Anz. 73 : 199 - 204.

CHOU, L.M. (1977) : Anatomy, histology and histochemistry of the alimentary canal of *Gehyra mutilata*. J. Herpetol. 11 : 349 - 357.

CONOVER, W.J. (1971) : Practical nonparametric statistics. Wiley, New York, London, Toronto.

CROOK, J.M. and T.S. PARSONS (1980) : Visceral anatomy of the *Amphisbaenia*. J. Morphol. 163 (2) : 99 - 133.

DEORAS, P.J. (1965) : Snakes of India. National Book Trust, India, New Delhi.

DERANIYAGALA, P.E. (1955) : A colored atlas of some vertebrates from Ceylon. Vol. 3 Serpentine Reptilia. Ceylon National Museum Publication, Colombo.

DE SILVA, P. (1980) : Snakes of Sri Lanka. Ceylon National Museum Publication, Colombo.

DEUVE, J. (1970) : Serpents du Laos. Memoires O.R.S.T.O.M. 39 Paris.

DIANI, A.R. (1974) : A comparative study of the ophidian digestive tract. Diss. unpubl. Saint Louis Univ.

DIXON, J.R. and P. SOINI (1977) : The reptiles of the upper amazonian basin, Iquitos region, Peru. Part II crocodilians, turtles and snakes. Contributions in Biology and Geology 12 : 1 - 91. Milwaukee Public Museum.

DO AMARAL, A. (1978) : Serpentes do Brasil. Editora da universidade de Sao Paulo.

DOWLING, H.G. (1959) : Classification of the serpentes : A critical review. Copeia 1959 : 38 - 52.

DUELLMAN, W.E. (1978) : The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 65 : 1 - 352.

DUNN, E.R. (1951) : The status of the snake genera *Dipsas* and *Sibon*, a problem for "quantum evolution". Evolution 5 : 355 - 358.

EGGEL, W. (1982) : Morphologische und histologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einiger Krokodile (Crocodylia). Diplomarbeit Univ. Zürich.

EGLIN, M. (1984) : Morphologische und histologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einiger Agamen (Agamidae : Reptilia). Diplomarbeit Univ. Zürich.

EISLER, P. (1889) : Zur Kenntnis der Histologie des Alligator Magens. Arch. f. mikr. Anat. 34 : 1 - 10.

ELLIOT, W.B. (1978) : Chemistry and immunology of reptilian venoms. In : GANS, C. and T.S. Parsons (eds.) : Biology of the reptilia 8 : 163 - 382.

ESTES, R., FRAZZETTA, T.H. and E.E. WILLIAMS (1970) : Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part I. Cranial Morphology. Bull. Mus. Comp. Zool. 140 (2) : 25 - 74.

FERRI, S., MEDEIROS, L. and A. STIPP (1974) : Gastric wall histological analysis and cellular type distribution in *Xenodon merremii* Wagler, 1824 (Ophidia). Gegenbaurs morph. Jahrb. 120 : 627 - 637.

FERRI, S., GREMSKI, W., CARLOS, A., STIPP, A. and L. MEDEIROS (1974B) : Ultrastructure of the gastric epithelial cells of *Xenodon merremii*. Gegenbaurs morph. Jahrb. 120 : 905 - 916.

FITZSIMONS, V.F.M. (1962) : Snakes of southern Africa. Purnell and Sons (eds.). Cape Town and Johannesburg.

FOX, H. (1977) : The urogenitalsystem of reptiles. In : GANS, C. and T.S. Parsons (eds.) : Biology of the reptilia 6 : 1 - 157.

FRANK, W. (1969) : *Cylindrophis rufus*, eine nur selten gehaltene ostasiatische Schlange aus der Überfamilie Booidea. Salamandra 5 (3,4) : 105 - 112.

FRAZZETTA, T.H. (1966) : Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). J. Morph. 118 : 217 - 296.

FRAZZETTA, T.H. (1970) : From hopeful monsters to bolyerine snakes. Amer. Naturalist 104 : 55 - 72.

FREIBERG, M. (1982) : Snakes of South America. T.F.H. Publications, Neptune City, New York.

FRENKEL, G. and E. KOCHVA (1970) : Visceral anatomy of *Vipera palaestinae* : An illustrated presentation. Israel. J. Zool. 19 : 145 - 163).

GABE, M. (1972) : Données histologiques sur les cellules à gastrine des saurosidés. Arch. Anat. microsc. 61 : 175 - 200.

GABE, M. et H. SAINT GIRONS (1965) : Contribution à la morphologie comparée du cloace et des glandes épidermoïdes de la région cloacale chez les lépidosauriens. Mem. Mus. Hist. Nat. Paris 4 : 149 - 292.

GABE, M. et H. SAINT GIRONS (1972) : Rapport entre la position systématique des sauriens et les caractéristiques histochimiques de leurs cellules caliciformes duodénales. Bull. Biol. de France et de Belge 106 : 81 - 90.

GABE, M. et H. SAINT GIRONS (1972B) : Contribution à l'histologie de l'estomac des lépidosauriens. Zool. Jb. Anat. 89 : 579 - 599.

GADOW, H. (1887) : Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota. Phil. Trans. London 187 : 5 -37.

GARZON, J. (1984) : Notas herpetológicas. Datos sobre alimentación de ofidios. Doñana, Acta Vert. 1 : 51 - 60.

- GLENNER, G.G. and R.D. LILLIE (1957) : The histochemical demonstration of indole derivatives by the post-coupled p-dimethylaminobenzylidene reaction. *J. Histochem. Cytochem.* 5 : 279 - 296.
- GOLDNER, J. (1938) : A modification of the Masson trichrometechnique for routine laboratory purpose. *Amer. J. Path.* 14 : 237 - 240.
- GOMORI, G. (1950) : Aldehyd-Fuchsin: A new stain for elastic tissue. *Am. J. Clin. Pat.* 20 : 665 - 666.
- GREENE, H.W. and G.M. BURGHARDT (1978) : Behavior and phylogeny: constriction in ancient and modern snakes. *Science* 200 : 74 - 77.
- GREER, A.E. (1985) : The relationship of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *J. Herpetol.* 19 (1) : 116 - 156.
- GRESCHIK, F. (1918) : Über den Darmkanal von *Ablepharus pannonicus* Fitz. *Anat. Anz.* 50 : 70 - 80.
- GROOMBRIDGE, B.C. (1984) : The facial carotid artery in snakes (Reptilia, Serpentes); variations and possible cladistic significance. *Amphibia-Reptilia* 5 : 145 - 155.
- GRUNWALD, E. (1931) : La torsion intestinale chez les reptiles. *Arch. Anat. (Strasbourg)* 14 : 167 - 203.
- GUIBÉ, J. (1970) : La systématique des reptiles actuels. In *Traité de Zoologie* 14 : 1044 - 1053. Masson et Cie. éds. Paris.
- GÜNTERT, M. (1981) : Morphologische Untersuchungen zur adaptiven Radiation des Verdauungstraktes bei Papageien (Psittaci). *Zool. Jahrb. Anat.* 106 : 471 - 526.
- HAAS, G. (1930) : Über die Kaumuskulatur und die Schädelmechanik einiger Wühschlangen. *Zool. Jb. Anat.* 52 : 95 -218.
- HAAS, G. (1959) : Bemerkungen über die Anatomie des Kopfes und des Schädels der Leptotyphlopidae (Ophidia), speziell von *L. macrorhynchus* Jan. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich* : 104 : 90 - 104.
- HÄUSLER, G. (1958) : Zur Technik und Spezifität des histochemischen Carboanhydrasenachweises. *Histochemistry* 1 : 29 - 47.

HAWKES, P. (1980) : Notes on growth and sloughing in captive night adder (*Causus rhombeatus*). J. Herpetol. Assoc. Africa 23 : 4 - 6.

HENDERSON, R.W. and M.A. NICKERSON (1976) : Observations of the behavioral ecology of three species of *Imantodes* (Reptilia, Serpentes, Colubridae). J. Herpetol. 10 (3) : 205 - 210.

HENKE, J. (1975) : Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Magen-Darm-Trakt der Agamidae und Iguanidae (Reptilia: Lacertilia). Zool. Jahrb. Anat. 94 : 505 - 569.

HEYDER, G. (1968) : Das Urogenitalsystem von *Typhlops vermicularis* Merrem (1820). Gegenbaurs morph. Jb. 112 : 594 - 605.

HEYDER, G. (1968B) : Das Respirationssystem von *Typhlops vermicularis* Merrem (1820) unter besonderer Berücksichtigung der "Tracheallunge". Z. wiss. Zool. 177 : 393 - 402.

HEYDER, G. (1973) : Das Blutgefäß-System von *Typhlops vermicularis* Merrem (1820). Gegenbaurs morph. Jb. 119 : 492 - 513.

HEYDER, G. (1974) : Das Verdauungssystem von *Typhlops vermicularis* Merrem (1820). Gegenbaurs morph. Jb. 120 : 185 - 197.

HOFFSTETTER, R. (1961) : Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des squamates. Coll. inter. C.N.R.S. 104 : 243 - 279.

HONMA, Y., YOSHIE, S. and M. ISHIYAMA (1982) : Histological studies on some organs of a pregnant sea snake *Pelamis platurus*, caught in summer off northern coast of Sado Island in the sea of Japon. Ann. Rep. Mar. Biol. Stat., Niigata Univ. 12 : 1 - 15.

IONIDES, C.J. and C.R. PITMAN (1965) : Notes on two East African snake populations : *Echis carinatus pyramidum*, Egyptian saw-scaled viper and *Vipera hindii*, montane viper. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 25 : 116 - 121.

JACOBESHAGEN, E. (1915) : Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. Jen. Z. Naturw. 53 : 663 - 716.

JACOBESHAGEN, E. (1920) : Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Reptilien. Jen. Z. Naturw. 56 : 361 - 430.

JOHNSON, T.S. (1967) : Cellular renewal of intestinal epithelium in the western fence lizard *Sceloporus occidentalis*. Canad. J. Zool. 45 (1) : 63 - 72.

JUNQUEIRA, L., MALNIC, G. and C. MONGE (1966) : Reabsorptive function of the ophidian cloaca and large intestine. Physiol. Zool. 39 : 151 - 159.

KAUFMANN, P. (1971) : Das Bauprinzip der Muscularis mucosae. Acta Anat. 80 : 305 - 319.

KRAMER, E. (1961) : Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxonomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* (Nikolskij, 1909). Rev. Suisse Zool. 68 : 627 - 725.

KRETZ, J. (1972) : Über *Vipera kaznakovi* (Nikolskij, 1909) aus Nordostanatolien. J.B. Naturhist. Mus. Bern 4 : 125 - 134.

KRUPA, J. (1985) : *Dasyveltis scabra* (African egg-eating snake) Feeding. Herp. Review 16 (3) : 79.

LABHART, P. und V. ZISWILER, (1979) : Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt verschiedener Zahnkärpflinge (U.O. Cyprinodontoidei). Rev. Suisse Zool. 86 (4) : 843 - 854.

LANDOLT, R. (1984) : Vergleichend-morphologische und funktionelle Aspekte des Verdauungstraktes bei Tauben (Columbidae), mit besonderer Berücksichtigung der adaptiven Radiation der Fruchttauben. Unpubl. Diss. Univ. Zürich.

LEV, R. and S. SPICER (1964) : Specific staining of sulfate groups with alcian blue at low pH. J. Histochem. Cytochem. 12 : 309.

LIM, B.L. (1964) : Notes on the elephant's trunk snake and the puff-faced water snake in Kuala Lumpur. Malay. Nat. J. 18 : 179 - 183.

LIPKIN, M. (1981) : Proliferation and differentiation of gastrointestinal cells in normal and disease states. In : Johnson, R.R. (ed.) : Physiology of the gastrointestinal tract : 145 - 161. Raven press, New York.

LOTZE, H.U. (1975) : Zum Paarungsverhalten der Äskulapnatter, *Elaphe longissima*. Salamandra 11 : 67 - 76.

LÜDICKE, M. (1964) : Verdauungskanal mit Anhangdrüsen. In : HELMCKE, J.G. und H.V. LENGERKEN (eds.) : Kükenthals Handbuch der Zoologie 7 : 190 - 203.

LUPPA, H. (1961) : Histologie, Histogenese und Topochemie der Drüsen des Sauropsidenmagens. Acta histochem. 12 : 137 - 187.

LUPPA, H. (1977) : Histology of the digestive tract. In : GANS, C. and T. PARSONS (eds.) : Biology of the Reptilia 6 : 225 -313.

MAHENDRA, B.C. (1938) : Some remarks on the phylogeny of the Ophidia. Anat. Anz. 86 : 321 - 368.

MARTIN-LACAVE, I., MONTERO, C., LOPEZ-MUNOZ, J.M., HEVIA, A. and H. GALERA (1982) : Comparative histological study of the small intestine in lizards (Reptilia). Zbl. Vet. Med. C. Anat. Histol. Embryol. 11 : 342 - 355.

MCDOWELL, S.B. and C.M. BOGERT (1954) : The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorph lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 105 : 1 - 142.

MC.MANUS, M. (1948) : Histological and histochemical uses of periodic acid. Stain Techn. 23 : 99 - 108.

MENDELSSOHN, H. (1963) : On the biology of the venomous snakes of Israel. Part 1. Israel J. Zool. 12 : 143 - 170.

MENDELSSOHN, H. (1965) : On the biology of the venomous snakes of Israel. Part 2. Israel J. Zool. 14 : 185 - 212.

MERTENS, R. (1947) : Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. Senckenberg-Buch 16. Verlag Dr. Waldemar Kramer, Frankfurt a.M.

MEULI, S. (1977) : Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Eidechsen. Diplomarbeit Univ. Zürich.

MOOG, F. (1981) : The lining of the small intestine. Sci. Amer. 245 : 116 - 125.

MOWRY, R.W. (1956) : Alcian blue technique for the histochemical study of acidic carbohydrates. J. Histochem. Cytochem. 4 : 407.

MURPHY, J.B., CARPENTER, C.C. and J.C. GILLINGHAM (1978) : Caudal luring in the Green Tree Python, *Chondropython viridis* (Reptilia, Serpentes, Boidae). J. Herpetol. 12 (1) : 117 - 119.

NIKOL'SKII, A.M. (1916) : Fauna of Russia and adjacent countries. Reptiles. Vol. II Ophidia. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1964.

OELHAFEN, M. (1981) : Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae). Orn. Beob. 78 : 17 - 40.

OPPEL, A. (1896) : Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Band I und II, Jena.

PARSONS, T.S. and J.E. CAMERON (1977) : Internal relief of the digestive tract. In : GANS, C. and T.S. Parsons (eds.) : Biology of the reptilia 6 : 159 - 223.

PARTSCH, K. (1877) : Beiträge zur Kenntnis des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. 14 : 179 - 203.

PETZOLD, H.G. (1969) : Fortpflanzungsbiologie kubanischer Schlangen. Salamandra 5 (3,4) : 124 - 140.

PITMAN, C.R. (1974) : A guide to the snakes of Uganda. Revised edition. Wheldon & Weseley, Ltd. Kampala.

PLUMMER, M.V. (1981) : Habitat utilisation, diet and movements of a temperate arboreal snake (*Opheodrys aestivus*). J. Herpetol. 15 (4) : 425 - 432.

RADOVANOVIC, M. (1960) : Zur Kenntnis der Lebensweise des *Typhlops vermicularis* Merrem. Zool. Anz. 165 : 276 - 279.

RASMUSSEN, G. (1974) : Observations on snakes feeding in captivity. J. Herpetol. Assoc. Africa 12 : 18 - 21.

RENSCH, B. (1948) : Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jb. Allg. Zool. 61 : 337 - 412.

RIEPEL, O. (1978) : The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 16 : 14 - 27.

RIEPPEL, O. (1979) : A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 17 : 140 - 150.

RIEPPEL, O. (1979B) : The braincase of *Typhlops* and *Leptotyphlops* (Reptilia, Serpentes). Zool. J. Linnean Soc. 65 (2) : 161 - 176.

RIEPPEL, O. (1980) : The postcranial skeleton of *Lanthanotus borneensis* (Reptilia, Lacertilia). Amphibia-Reptilia 1 : 95 - 112.

RIEPPEL, O. (1980B) : The sound-transmitting apparatus in primitive snakes and its phylogenetic significance. Zoomorphology 96 : 45 - 62.

RIEPPEL, O. (1980C) : The perilymphatic system of the skull of *Typhlops* and *Acrochordus*, with comments on the origin of snakes. J. Herpetol. 14 (1) : 105 - 108.

ROBB, J. (1960) : The internal anatomy of *Typhlops* Schneider (Reptilia). Austr. J. Zool. 8 : 181 - 216.

RUBEN, J.A. (1977) : Morphological correlates of predatory modes in the coachwhip (*Masticophis flagellum*) and rosy boa (*Lichanura roseofusca*). Herpetologica 33 : 1 - 6.

SAINT GIRONS, H. (1972) : Les serpents du Cambodge. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. 74 : 1 - 170.

SAINT GIRONS, H. (1976) : Comparative histology of the endocrine glands, nasal cavities and digestive tract in anguimorph lizards. In : BELLAIRS, A. and C.B. COX (eds.) : Morphology and biology of reptiles. Linn. Soc. Symp. Ser. 3 : 205 - 216. New York and London.

SAINT GIRONS, H. (1980) : Modifications sélectives du régime des vipères (Reptilia : Viperidae) lors de la croissance. Amphibia - Reptilia 1 : 127 - 136.

SCHMIDT, K.P. (1950) : Modes of evolution discernible in the taxonomy of snakes. Evolution 4 : 79 - 86.

SCHREIBER, E. (1912) : Herpetologia europaea. Gustav Fischer Verlag, Jena.

SCHULZ, H. (1963) : Enzymbestimmungen an den Oesophagus- und Magenhardtärdrüsen von *Rana esculenta*. Zool. Anz. 170 : 1 - 9.

SENN, D.G. and R.G. NORTHCUTT (1973) : The forebrain and midbrain of some squamates and their bearing on the origin of snakes. J. Morph. 140 : 135 - 152.

SKOCZYLAS, R. (1978) : Physiology of the digestive tract. In : Gans, C. and Parsons (eds.) : Biology of the Reptilia 8 : 589 - 773.

STAEGE, M. (1974) : Zur Morphologie des Verdauungstraktes bei Agamen (Agamidae). Diplomarbeit Univ. Zürich.

STALEY, F.H. (1925) : A study of the gastric glands of *Alligator mississippiensis*. J. Morph. 40 : 169 - 189.

STARCK, D. (1982) : Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Band 3 : Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung. Springer Verlag, Berlin.

STEINBACHER, G. (1935) : Zur Anatomie von *Micropsitta*. Orn. Monatsber. 43: 139 - 144.

STODOLA, D. (1974) : The tentacled snake (*Erpeton tentaculum*). Bulletin Chicago Herpet. Soc. 9 (3,4) : 34 - 35.

TAT, O.C. (1979) : An unusual finding from the stomach of an elephant's trunk snake (*Acrochordus javanicus*). Malay. Nat. J. 33 (2) : 125 - 127.

TAYLOR, E.H. (1921) : Herpetology of the Philippine islands. Manila Bureau of Printing. Reprint 1966, A. Asher&Co., Amsterdam.

THIRUVATHUKAL, K.V. (1965) : The histology of the digestive tract of the fresh water turtle *Chrysemys picta*. J. Anim. Morphol. Physiol. 12 : 220 - 230.

TU, A.T. (1976) : Investigation of the sea snake, *Pelamis platurus* on the Pacific coast of Costa Rica, Central America. J. Herpetol. 10 (1) : 13 - 18.

TWEEDIE, M.W.F. (1957) : The snakes of Malaya. Gov.Printing Office. Singapore.

UNDERWOOD, G. (1967) : A contribution to the classification of snakes. London : British Museum (Natural History).

UNDERWOOD, G. (1970) : The eye. In : Gans, C. and T. Parsons (eds.): Biology of the Reptilia 2 : 1 - 97.

UNNA, G.P. (1894) : Elastin und Elacin. Monatsh. Prakt. Derm. 19 : 397 - 402.

UNTERHÖSSEL, P. (1902) : Kloake und Phallus der Amnioten. I Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen. Morph. Jahrb. 30 : 541 - 581.

VIALLI, M. (1929) : Ricerche sull'intestine dei rettili. Arch. Biol. (Liège) 39 : 527 - 581.

VILLIERS, A. (1975) : Les serpents de l'ouest Africain. Initiations et études Africaines II. Université de Dakar.

VITT, L.J. and L.B. VANGILDER (1983) : Ecology of a snake community in northeastern Brazil. Amphibia-Reptilia 4 : 273 - 296.

VORIS, H.K. and M.W. MOFFETT (1981) : Size and proportion between the beaked sea snake and its prey. Biotropica 13 : 15 - 19.

WALLACH, V. (1980) : Report on a bite by a side-stabbing snake *Atractaspis irregularis*, with notes on elapid bites. J. Herpetol. Assoc. Africa 24 : 16 - 18.

WALLS, G.L. (1940) : Ophthalmological implications for the early history of snakes. Copeia 1940 : 1 - 8.

WALLS, G.L. (1942) : The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science, Michigan.

WIPF, D. (1978) : Vergleichend morphologisch - histologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Schlangen. Diplomarbeit Univ. Zürich.

WRIGHT, A.H. and A.A. WRIGHT (1957) : Handbook of snakes. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York.

WURTH, M.A. and X.J. MUSACCHIA (1964) : Renewal of intestinal epithelium in the freshwater turtle, *Chrysemys picta*. Anat. Rec. 148 : 427 - 440.

ZIHLER, F. (1981) : Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt von Cichliden (Perciformes, Pisces) zur Abklärung ihrer systematischen Stellung. Unpubl. Diss. Univ. Zürich.

ZIHLER, F. (1982) : Gross morphology and configuration of digestive tracts of Cichlidae (Teleostei, Perciformes): Phylogenetic and functional significance. Netherlands J. Zool. 32 (4) : 544 - 571.

ZISWILER, V. (1967) : Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel als taxonomischer Merkmalskomplex. Rev. Suisse Zool. 74 : 620 - 628.

ZISWILER, V. (1969) : Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson. Rev. Suisse Zool. 76 : 1095 - 1097.

ZISWILER, V. (1980) : Uses of adaptional analysis in evolutionary and phylogenetic study. Acta XVII Congr. Int. Orn. Berlin 1978 : 209 - 213.

ZISWILER, V. (1981) : Spezialisierung im Ernährungs- und Verdauungssystem der Wirbeltiere: Möglichkeiten und Limiten der Adaptation. Rev. Suisse Zool. 88 (4) : 829 - 834.

ZISWILER, V. (1985) : Function and structure of the alimentary tract as an indicator of evolutionary trends. Fortschritte der Zoologie 30 : 295 - 303. Duncker&Fleischer (eds.), Vertebrate Morphology, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.

Tabelle 1 : Untersuchungsmaterial

G : Anzahl Exemplare Grobmorphologie

H : Anzahl Exemplare Histologie

R : Anzahl Exemplare REM

N : Nahrung

A: Vertebraten

B: Vertebraten + Invertebraten

C: Invertebraten

Tabelle 1 : Untersuchungsmaterial

Species	G	H	R	N	Literatur
Infraordo : SCOLECOPHIDIA					
<u>Leptotyphlopidae</u>					
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i> (JAN, 1862)	3	2		C	Basoglu&Baran (1980)
<i>Leptotyphlops spec.</i>	1	1		C	Broadley (1975), Broadley (1982)
<u>Typhlopidae</u>					
<i>Typhlina bramina</i> (DAUDIN, 1803)	1	1		C	Taylor (1921), Deuve (1970)
<i>Typhlops hallowelli</i> JAN, 1866	1			C	Villiers (1975)
<i>Typhlops vermicularis</i> MERREM, 1820	5	2		C	Radovanovic (1960)
Infraordo : HENOPHIDIA					
<u>Aniliidae</u>					
<i>Anilius scytale</i> LINNAEUS, 1758	3	1		A	DoAmaral (1978), Freiberg (1982)
<i>Cylindrophis maculatus</i> (LINNAEUS, 1754)	1			A	DeSilva (1980)
<i>Cylindrophis rufus</i> (SCHLEGEL, 1844)	3	1		A	Frank (1969), Saint Girons (1972)
<u>Uropeltidae</u>					
<i>Rhinophis oxyrhynchus</i> (SCHNEIDER, 1801)	1			C	DeSilva (1980)
<u>Xenopeltidae</u>					
<i>Xenopeltis unicolor</i> REINWARDT, 1827	2	1		A	Deuve (1970), Saint Girons (1972)
<u>Acrochordidae</u>					
<i>Acrochordus javanicus</i> HORNSTED, 1787	3	2		A	Lim (1964), Tat (1979)
<u>Boidae</u>					
<i>Boa constrictor</i> LINNAEUS, 1758	3	2	1	A	DoAmaral (1978), Vitt&Vangilder (1983)
<i>Corallus enydriis</i> (LINNAEUS, 1758)	1			A	DoAmaral (1978)
<i>Epicrates cenchria</i> (LINNAEUS, 1758)	1			A	Duellman (1978), Vitt&Vangilder (1983)
<i>Epicrates striatus</i> (FISCHER, 1856)	2	1		A	
<i>Eryx conicus</i> (SCNEIDER, 1801)	4	3		A	Deraniyagala (1955), Deoras (1965)
<i>Eunectes notaeus</i> COPE, 1862	2			A	DoAmaral (1978)
<i>Lichanura roseofusca</i> COPE, 1868	1			A	Wright&Wright (1957), Ruben (1977)
<i>Tropidophis haetianus</i> (COPE, 1879)	1	1		A	Bogert (1968), Petzold (1969)
<i>Chondropython viridis</i> (SCHLEGEL, 1872)	1			A	Murphy et al. (1978)
<i>Liasis albertisii</i> PETERS&DORIA, 1878	1			A	
<i>Python regius</i> (SHAW, 1802)	1	1		A	Pitman (1974)
<i>Python reticulatus</i> (SCHNEIDER, 1801)	1			A	Tweedie (1957)
Infraordo : CAENOPHIDIA					
<u>Colubridae</u>					
<i>Boaedon lineatus</i> (MOCQUARD, 1896)	1			A	Pitman (1974), Rasmussen (1974)
<i>Calamaria mindorensis</i> BOULENGER, 1895	3			C	Deuve (1970), Saint Girons (1972)
<i>Cyclagras gigas</i> (BIBRON&DUMERIL, 1854)	1			A	DoAmaral (1978)

(Fortsetzung Tabelle 1)

Species	G	H	R	EK	Literatur
Infraordo : CAENOPHIDIA					
<u>Colubridae</u>					
<i>Elaphe guttata</i> (LINNAEUS, 1766)	4			A	Wright&Wright (1957)
<i>Elaphe dione</i> (PALLAS, 1773)	1			A	Nikol'skii (1916)
<i>Elaphe longissima</i> (LAURENTI, 1768)		1	1	A	Mertens (1947), Lotze (1975)
<i>Eryon tentaculum</i> LACEPEDE, 1800	4	1		A	Saint Girons (1972), Stodola (1974)
<i>Imantodes conchoa</i> (LINNAEUS, 1758)	2	1		A	Henderson&Nickerson (1976)
<i>Natrix maura</i> (LINNAEUS, 1758)	2	2	1	A	Bons (1967), Garzon (1984)
<i>Ophedrys aestivus</i> (LINNAEUS, 1766)	1			C	Plummer (1981)
<i>Psammophis schokari</i> (FORSKAL, 1775)	2			A	Bons (1967), Rasmussen (1974)
<i>Sibon nebulata</i> (LINNAEUS, 1758)	1	1		C	Dunn (1951)
<u>Elapidae</u>					
<i>Pelamis platurus</i> (LINNAEUS, 1766)	2			A	Tu (1976), Tweedie (1957)
<u>Viperidae</u>					
<i>Atractaspis bibroni</i> SMITH, 1849	1	1		A	Broadley (1972), Wallach (1980)
<i>Bitis arietans</i> (MERREM, 1820)	2			A	Fitzsimons (1962), Pitman (1974)
<i>Causus rhombeatus</i> (LICHTENSTEIN, 1823)	1			A	Hawkes (1980)
<i>Cerastes vipera</i> (LINNAEUS, 1758)	2	1	1	A	Mendelssohn (1965)
<i>Echis carinatus</i> (SCHNEIDER, 1801)	3	1		B	Deoras (1965), Ionides&Pitman (1974)
<i>Vipera ammodytes</i> (LINNAEUS, 1758)	2		1	A	Saint Girons (1980)
<i>Vipera aspis</i> (LINNAEUS, 1758)	2			A	Saint Girons (1980)
<i>Vipera berus</i> (LINNAEUS, 1758)	3	1	1	A	Saint Girons (1980), Andr��n (1982)
<i>Vipera kaznakovi</i> NIKOLSKIJ, 1909	1		1	B	Kretz (1972)
<i>Vipera latasti</i> BOSCA, 1878	4		1	A	Saint Girons (1980)
<i>Vipera lebetina</i> (LINNAEUS, 1758)	1			A	Nikol'skii (1916)
<i>Vipera palaestinae</i> WERNER, 1938	1	1		A	Mendelssohn (1963)
<i>Vipera ursinii</i> (BONAPARTE, 1835)	2	1		B	Kramer (1961), Saint Girons (1980)
<i>Crotalus atrox</i> BAIRD&GIRARD, 1853	1			A	Wright&Wright (1957)
<i>Sistrurus catenatus</i> (RAFINESQUE, 1818)	1			A	Wright&Wright (1957)
<i>Sistrurus miliarius</i> (LINNAEUS, 1766)	2			A	Wright&Wright (1957)

Tabelle 2 : Grobmorphologische Messwerte

N : Nahrung

A: Vertebraten

B: Vertebraten + Invertebraten

C: Invertebraten

1 : Werte in cm

2 : Transformierte Werte (Absolutwerte : $3\sqrt{\text{Körpergewicht}}$)

Oe : Länge der Pars cervicalis und der Pars thoracica des Oesophagus

Sp : Länge des Nahrungsspeichers

Ma : Länge des Magens

Da : Länge des Mitteldarmes

Co : Länge des Colons

Ca : Länge des Caecums

Tabelle 2 : Grobmorphologische Messwerte

Spezies		Oe		Sp		Ma		Da		Co		Ca	
		N	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
<i>L. macrorhynchus</i>	C	4.7	7.80	1.1	1.84	2.1	3.26	3.8	6.38	1.1	1.84	0.1	0.16
<i>L. spec.</i>	C	3.3	6.18	0.8	1.54	1.6	3.01	2.6	4.89	0.9	1.69	0.1	0.19
<i>T. bramina</i>	C	3.7	4.22	0.9	1.06	1.2	1.38	1.9	2.16	0.8	0.92	0.2	0.23
<i>T. hallowellii</i>	C	11.1	4.52	2.8	1.13	3.1	1.26	11.3	4.59	2.4	0.98	0.1	0.24
<i>T. vermicularis</i>	C	8.9	6.25	2.1	1.56	2.4	1.68	8.4	5.43	2.5	1.59	0.5	0.32
<i>A. scytale</i>	A	1.9	1.20	10.7	6.76	2.9	1.83	9.6	6.05	2.9	1.83	0.6	0.38
<i>C. maculatus</i>	A	3.0	1.53	12.2	6.20	2.8	1.42	9.8	5.19	3.2	1.60	0.4	0.21
<i>C. rufus</i>	A	2.4	1.67	7.0	4.86	1.8	1.25	7.4	5.14	1.6	1.11	0.3	0.17
<i>R. oxyrhynchus</i>	C	7.7	4.29	1.4	0.78	1.3	0.72	7.5	4.17	1.7	0.95	0.2	0.08
<i>X. unicolor</i>	A	19.3	2.24	29.6	3.37	11.6	1.34	26.5	3.10	12.3	1.43	3.5	0.41
<i>A. javanicus</i>	A	0.0	0.00	42.9	5.26	6.9	0.85	142.0	17.45	8.9	1.09	0.0	0.00
<i>B. constrictor</i>	A	15.6	2.16	22.5	3.16	7.9	1.06	18.4	2.99	24.8	3.25	2.5	0.34
<i>C. enydri</i>	A	20.7	7.22	4.8	1.67	4.1	1.43	13.4	4.67	7.5	2.62	0.2	0.07
<i>E. striatus</i>	A	13.8	3.56	12.5	3.22	4.8	1.24	22.4	5.77	6.7	1.73	0.0	0.00
<i>E. conicus</i>	A	8.3	1.45	19.5	3.39	6.4	1.11	22.9	4.10	9.4	1.65	1.6	0.29
<i>E. notaeus</i>	A	11.6	2.48	12.5	2.67	4.6	0.98	9.9	2.12	3.5	0.75	0.0	0.00
<i>T. haetianus</i>	A	2.5	0.90	14.3	5.16	2.0	0.72	11.4	4.12	5.2	1.88	0.8	0.29
<i>C. viridis</i>	A	21.7	5.11	11.2	2.64	5.9	1.39	14.5	3.42	7.2	1.70	1.9	0.45
<i>L. albertisii</i>	A	36.5	4.53	27.2	3.38	11.4	1.42	32.0	3.97	14.5	1.80	2.5	0.31
<i>P. regius</i>	A	16.4	1.64	30.4	3.05	9.1	0.91	17.2	1.72	21.9	2.20	2.6	0.26
<i>P. reticulatus</i>	A	40.5	2.49	63.0	3.87	20.0	1.23	80.5	4.94	29.0	1.78	4.5	0.28
<i>B. lineatus</i>	A	10.0	1.55	32.9	4.67	6.3	0.89	52.2	7.41	19.4	2.75	2.2	0.31
<i>C. mindorensis</i>	C	7.6	5.61	3.2	2.36	0.7	0.52	5.7	4.21	2.2	1.63	0.1	0.07
<i>C. gigas</i>	A	14.8	1.41	20.8	1.98	14.8	1.41	75.0	7.14	16.0	1.52	0.0	0.00
<i>E. guttata</i>	A	20.0	4.62	8.7	2.01	10.1	2.33	31.8	7.34	8.2	1.89	0.0	0.00
<i>E. dione</i>	A	25.1	4.82	6.8	1.31	12.3	2.36	17.2	3.30	7.0	1.34	0.0	0.00
<i>E. tentaculum</i>	A	11.6	4.53	3.7	1.46	1.7	0.68	20.1	7.79	2.8	1.10	0.0	0.00
<i>I. cenchoa</i>	A	47.7	20.02	0.0	0.00	5.5	2.31	10.8	4.53	2.2	0.92	0.0	0.00
<i>N. maura</i>	A	9.7	2.45	6.4	1.63	5.3	1.29	25.1	6.54	5.3	1.38	0.0	0.00
<i>O. aestivus</i>	C	14.5	5.03	2.5	0.87	7.2	2.50	11.4	3.95	4.2	1.46	0.0	0.00
<i>P. schokari</i>	A	11.0	2.84	12.4	2.95	6.6	1.71	19.2	4.96	9.1	2.35	1.1	0.28
<i>S. nebulata</i>	C	22.0	7.86	3.0	1.07	3.2	1.14	20.3	7.08	4.6	1.64	0.8	0.25
<i>P. platurus</i>	A	4.3	1.76	6.1	2.50	2.0	0.82	14.0	5.73	5.8	2.37	0.0	0.00
<i>A. bibroni</i>	A	3.1	1.22	17.8	7.01	6.3	2.48	12.1	4.76	3.9	1.54	0.0	0.00
<i>B. arietans</i>	A	18.0	1.35	31.3	2.39	14.5	1.09	63.8	4.84	26.4	2.00	0.0	0.00
<i>C. rhombeatus</i>	A	13.7	3.14	14.1	3.23	4.9	1.12	21.5	4.92	8.5	1.95	0.0	0.00
<i>C. vipera</i>	A	5.2	1.85	7.8	2.78	2.8	1.19	8.3	3.47	3.4	1.00	0.0	0.00
<i>E. carinatus</i>	B	22.7	5.76	3.6	0.89	6.8	1.71	17.1	4.29	10.8	2.67	0.0	0.00
<i>V. ammodytes</i>	A	9.0	2.78	10.1	3.51	4.6	1.48	12.8	4.19	4.5	1.48	0.0	0.00
<i>V. aspis</i>	A	8.6	2.12	10.5	2.59	3.4	1.31	18.7	5.48	5.5	1.48	0.0	0.00
<i>V. berus</i>	A	12.7	3.41	5.3	1.43	5.0	1.31	21.1	5.48	5.5	1.48	0.0	0.00
<i>V. kaznakovi</i>	B	13.3	3.37	8.1	2.05	5.6	1.42	25.5	6.45	2.1	0.53	0.0	0.00
<i>V. latasti</i>	A	5.1	1.51	12.6	3.78	4.4	1.31	13.1	3.50	4.8	1.63	0.0	0.00
<i>V. lebetina</i>	A	15.7	1.67	20.2	2.15	10.1	1.07	33.5	3.56	22.0	2.34	0.0	0.00
<i>V. palaestinae</i>	A	9.5	1.16	35.2	4.30	11.5	1.40	48.7	5.94	18.7	2.28	0.0	0.00
<i>V. ursinii</i>	B	5.9	2.99	2.2	1.05	3.9	2.00	8.8	4.40	3.4	1.76	0.0	0.00
<i>C. atrox</i>	A	15.4	1.79	19.2	3.40	8.5	0.99	34.0	3.96	19.5	2.27	0.0	0.00
<i>S. catenatus</i>	A	11.8	1.97	13.6	2.27	6.1	1.02	24.5	4.09	7.1	1.19	0.0	0.00
<i>S. miliaris</i>	A	5.2	2.44	5.1	2.39	2.5	1.17	11.4	5.25	2.5	1.15	0.0	0.00

Oesophagus :

N : Nahrung

A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Relief in der Pars cervicalis :

H : Hauptfalten

N : Haupt- und Nebenfalten

N* : Nahrungsspeicher reicht bis zum Schlund

V : Relief verstrichen

Grübchen im Nahrungsspeicher :

LV : Leicht vernetzte Grübchen

SV : Stark vernetzte Grübchen

0 : Speicher fehlt

Magen :

Relief des Magens :

L : Gerade Längsfalten

Q : Längsfalten mit Querverbindungen

R : Runzeln

V : Relief verstrichen

Magengrübchen :

LV : Leicht vernetzte Grübchen

SV : Stark vernetzte Grübchen

Lage der Drüsenöffnungen :

G : In den Grübchen

A : Aggregate auf den Inseln zwischen den Grübchen

Tabelle 3: Qualitative Merkmale : Grobmorphologie des Vorderdarmes

Spezies	N	Pars cervicalis Relief	Speicher Grübchen	Magen Relief	Magen Drüsen	Magen Grübchen
<i>L. macrorhynchus</i>	C	H	LV	L	G	SV
<i>L. spec.</i>	C	H	LV	L	G	SV
<i>T. bramina</i>	C	H	LV	L	G	SV
<i>T. hallowelli</i>	C	H	LV	Q	G	SV
<i>T. vermicularis</i>	C	H	LV	Q	G	SV
<i>A. scytale</i>	A	H	LV	L	G	LV
<i>C. maculatus</i>	A	H	LV	L	G	SV
<i>C. rufus</i>	A	N	LV	L	G	LV
<i>R. oxyrhynchus</i>	C	H	LV	Q	G	LV
<i>X. unicolor</i>	A	N	LV	R	G	LV
<i>A. javanicus</i>	A	N*	SV	Q	A	SV
<i>B. constrictor</i>	A	H	LV	R	G	SV
<i>C. enydria</i>	A	H	SV	R	G	SV
<i>E. cenchria</i>	A	N	LV	R	G	SV
<i>E. striatus</i>	A	N	LV	R	G	SV
<i>E. conicus</i>	A	N	SV	R	G	LV
<i>E. notaeus</i>	A	H	SV	R	G	SV
<i>L. roseofusca</i>	A	V	V	V	?	SV
<i>T. haetianus</i>	A	N	LV	L	G	LV
<i>C. viridis</i>	A	H	SV	R	G	SV
<i>L. albertsii</i>	A	H	SV	L	G	LV
<i>P. regius</i>	A	H	SV	R	G	LV
<i>P. reticulatus</i>	A	N	SV	R	G	SV
<i>B. lineatus</i>	A	N	LV	L	A	SV
<i>C. mindorensis</i>	C	H	LV	L	A	LV
<i>C. gigas</i>	A	N	SV	R	A	SV
<i>E. guttata</i>	A	H	LV	Q	A	SV
<i>E. dione</i>	A	H	LV	R	A	SV
<i>E. tentaculum</i>	A	H	LV	L	A	LV
<i>I. cenchroa</i>	A	H	0	L	G	SV
<i>N. maura</i>	A	N	LV	Q	A	SV
<i>O. aestivus</i>	C	H	LV	L	A	SV
<i>P. schokari</i>	A	H	LV	Q	A	SV
<i>S. nebulata</i>	C	H	LV	L	A	LV
<i>P. platurus</i>	A	N	SV	L	A	SV
<i>A. bibroni</i>	A	N	SV	V	A	LV
<i>B. aristans</i>	A	H	LV	R	A	SV
<i>C. rhombeatus</i>	A	N	LV	Q	A	SV
<i>C. vipera</i>	A	H	SV	Q	A	SV
<i>E. carinatus</i>	B	N	LV	L	A	LV
<i>V. ammodytes</i>	A	N	SV	Q	G	SV
<i>V. aspis</i>	A	N	SV	Q	G	SV
<i>V. berus</i>	A	H	LV	Q	G	LV
<i>V. kaznakovi</i>	B	H	LV	Q	G	LV
<i>V. latasti</i>	A	N	LV	L	G	SV
<i>V. lebetina</i>	A	N	LV	R	A	LV
<i>V. palaestinae</i>	A	N	SV	L	A	SV
<i>V. ursinii</i>	B	H	SV	L	A	SV
<i>C. atrox</i>	A	N	SV	R	A	SV
<i>S. catenatus</i>	A	N	SV	R	A	LV
<i>S. miliarius</i>	A	H	LV	Q	A	LV

Tabelle 4 : Qualitative Merkmale : Grobmorphologie des Mittel- und Enddarmes

N : Nahrung

A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Darmschlingen :

O : Keine Schlingen im Mitteldarm

Sc : Schlingen im gesamten Mitteldarmbereich

Sc* : Spiralig aufgewundener Mitteldarm

Kr : Schlingen nur im kranialen Abschnitt des Mitteldarmes

Ka : Schlingen nur im mittleren und hinteren Abschnitt des Mitteldarmes

Relief des Mitteldarmes :

M : Mäander- oder Zickzackfalten

M* : Zickzackfalten mit distalen Zotten

Z : Fingerförmige Zotten

S : starre Schrägfalten

Caecum :

C : Caecum vorhanden

R : Caecum fehlt

Relief des Colons :

L : ausschliesslich längs orientierte Falten

Q : Längs- und Querfalten

S : Staufalten

V : Relief verstrichen

Tabelle 4 : Qualitative Merkmale : Grobmorphologie des Mittel- und Enddarmes

Spezies	N	Darmschlingen	Relief	Mitteldarm	Caecum	Relief Colon
			kranial	kaudal		
<i>L. macrorhynchus</i>	C	Ka	Z	L	C	Q
<i>L. spec.</i>	C	Ka	Z	L	C	Q
<i>T. bramina</i>	C	Ka	Z	L	C	Q
<i>T. hallowelli</i>	C	Ka	Z	L	C	Q
<i>T. vermicularis</i>	C	Ka	Z	L	C	Q
<i>A. scytale</i>	A	Ka	M	L	C	Q
<i>C. maculatus</i>	A	Ka	M	L	C	L
<i>C. rufus</i>	A	Ka	M	L	C	Q
<i>R. oxyrhynchus</i>	C	Ka	Z	L	C	L
<i>X. unicolor</i>	A	Kr	Z	L	C	L
<i>A. javanicus</i>	A	Sc*	S	L	R	L
<i>B. constrictor</i>	A	Sc	Z	L	C	S
<i>C. enydris</i>	A	Sc	Z	L	C	Q
<i>E. cenchria</i>	A	O	Z	L	R	S
<i>E. striatus</i>	A	O	Z	L	R	S
<i>E. conicus</i>	A	Sc	Z	L	C	Q
<i>E. notaeus</i>	A	Sc	Z	L	R	S
<i>L. roseofusca</i>	A	Sc	Z	L	C	V
<i>T. haetianus</i>	A	Kr	M	L	C	L
<i>C. viridis</i>	A	O	Z	L	C	V
<i>L. albertisii</i>	A	O	Z	L	C	L
<i>P. regius</i>	A	Sc	Z	L	C	Q
<i>P. reticulatus</i>	A	Sc	Z	L	C	L
<i>B. lineatus</i>	A	Sc	M	L	C	S
<i>C. mindorensis</i>	C	Kr	M	L	C	Q
<i>C. gigas</i>	A	Sc	M	L	R	V
<i>E. guttata</i>	A	Sc	M	L	R	S
<i>E. dione</i>	A	Sc	M	L	R	S
<i>E. tentaculum</i>	A	Sc	M	L	R	S
<i>I. cenchroa</i>	A	O	M	L	R	S
<i>N. maura</i>	A	Sc	M	L	R	V
<i>O. aestivus</i>	C	O	M	L	R	L
<i>P. schokari</i>	A	O	M	L	C	V
<i>S. nebulata</i>	C	O	M	L	C	L
<i>P. platurus</i>	A	Sc	M	L	R	V
<i>A. bibroni</i>	A	Ka	M	L	R	V
<i>B. arietans</i>	A	Ka	M*	L	R	S
<i>C. rhombeatus</i>	A	Ka	M*	L	R	Q
<i>C. vipera</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>E. carinatus</i>	B	Ka	M	L	R	S
<i>V. ammodytes</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. aspis</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. berus</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. kaznakovi</i>	B	Ka	M	L	R	S
<i>V. latasti</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. lebetina</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. palaestinae</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>V. ursinii</i>	B	Kr	M	L	R	S
<i>C. atrox</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>S. catenatus</i>	A	Ka	M	L	R	S
<i>S. miliaris</i>	A	Ka	M	L	R	S

Tabelle 5 : Qualitative Merkmale : Histologie des Oesophagus

Pars cervicalis, Epitheltyp :

- M : Mehrschichtiges, distal abgeplattetes Oberflächenepithel
- F : Einschichtiges Flimmerepithel mit eingestreuten Becherzellen
- * : Nahrungsspeicher reicht bis zum Schlund

Pars cervicalis, Lamina muscularis mucosae, Tunica muscularis :

- R : Kompakte Ringmuskelschicht
- Rn : Einzelne ringförmig angeordnete Muskelfasern
- L : Kompakte Längsmuskelschicht
- Ln : Einzelne längsorientierte Muskelfasern
- O : Lamina muscularis mucosae fehlt
- * : Nahrungsspeicher reicht bis zum Schlund

Nahrungsspeicher, Epitheltyp :

- B : Oberflächenepithel mit niedrigen Schleimtheken
- H : Oberflächenepithel mit hochprismatischen Schleimtheken
- 1 : Nahrungsspeicher fehlt

Nahrungsspeicher, Lamina muscularis mucosae, Tunica muscularis :

- R : Kompakte Ringmuskelschicht
- Rn : Einzelne ringförmig angeordnete Muskelfasern
- L : Kompakte Längsmuskelschicht
- Ln : Einzelne längsorientierte Muskelfasern
- O : Lamina muscularis mucosae fehlt
- 1 : Nahrungsspeicher fehlt

Tabelle 5 : Qualitative Merkmale : Histologie des Oesophagus

Species	Epitheltyp	Pars cervicalis		Epitheltyp	Nahrungsspeicher	
		L.m.mucosae	T.muscularis		L.m.mucosae	T.muscularis
<i>Leptotyphlops macrotyrchnus</i>	M	O	Rn	B	O	RnLn
<i>Leptotyphlops spec.</i>	M	O	Rn	B	O	RnLn
<i>Typhlina bramina</i>	M	O	Rn	B	L	RL
<i>Typhlops vermicularis</i>	M	O	Rn	B	L	RL
<i>Anilius scytale</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Cylindrophis rufus</i>	F	Ln	RL	H	RL	RL
<i>Xenopeltis unicolor</i>	F	O	RnLn	H	RL	RL
<i>Acrochordus javanicus</i>	*	*	*	H	L	RL
<i>Boa constrictor</i>	F	O	R	H	RL	RL
<i>Epicrateres striatus</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Eryx conicus</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Tropidophis haetianus</i>	F	O	R	H	RL	RL
<i>Python regius</i>	F	O	R	H	RL	RL
<i>Eliaphe longissima</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Erpeton tentaculum</i>	F	O	Rn	H	RnL	RL
<i>Imantodes cenchra</i>	F	O	Rn	1	1	1
<i>Natrix maura</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Sibon nebulata</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Atractaspis bibroni</i>	F	Ln	RnLn	H	RL	RL
<i>Cerastes vipera</i>	F	O	RnLn	H	RL	RL
<i>Echis carinatus</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Vipera berus</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Vipera palaestinae</i>	F	O	Rn	H	RL	RL
<i>Vipera ursinii</i>	F	O	R	H	RL	RL

Epitheltyp :

- B : Oberflächenepithel mit niedrigen Schleimtheken
- H : Oberflächenepithel mit hochprismatischen Schleimtheken

Drüsenform :

- A : Drüsenkörper alveolär
- T : Drüsenkörper tubulös
- V : Drüsenkörper verzweigt

Drüsenmündung :

- E : Drüsenkörper münden einzeln ins Lumen
- M : Mehrere Drüsenkörper münden an einem Drüsenhals

Fundusdrüsen, helle Zellen :

- H : Helle Zellen bilden einen Drüsenhals
- K : Helle Zellen sind im Drüsenkörper verteilt
- O : Helle Zellen fehlen

Lamina muscularis mucosae :

- R : Kompakte Ringmuskelschicht
- L : Kompakte Längsmuskelschicht

Tabelle 6 : Qualitative Merkmale : Histologie des Magens

Spezies	Oberflächenepithel Epitheltyp	Form	Fundusdrüsen Mündung	helle Zellen	Pylorusdrüsen Form	Mündung	Muskulatur L.m.mucosae
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i>	B	A	E	B	A	E	L
<i>Leptotyphlops spec.</i>	B	A	E	B	A	E	RL
<i>Typhlina bramina</i>	B	A	E	B	A	E	RL
<i>Typhlops vermicularis</i>	B	A	E	B	A	E	RL
<i>Anilius scytale</i>	H	T	M	H	A	E	RL
<i>Cylindrophis rufus</i>	H	TV	M	H	A	E	RL
<i>Xenopeltis unicolor</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Acrochordus javanicus</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Boa constrictor</i>	H	TV	M	H	AV	M	RL
<i>Epicrates striatus</i>	H	TV	M	H	AV	M	RL
<i>Eryx conicus</i>	H	TV	M	H	AV	M	RL
<i>Tropidophis haetianus</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Python regius</i>	H	TV	M	H	AV	M	RL
<i>Elaphe longissima</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Ereton tentaculum</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Imantodes cerchoa</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Natrix maura</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Sibon nebulata</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Atractaspis bibroni</i>	H	TV	M	H	A	E	RL
<i>Cerastes vipera</i>	H	T	M	H	A	M	RL
<i>Echis carinatus</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Vipera berus</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Vipera palaestinae</i>	H	TV	M	H	A	M	RL
<i>Vipera ursinii</i>	H	TV	M	H	A	M	RL

Tabelle 7 : Qualitative Merkmale : Histologie des Mittel- und Enddarmes

Erneuerungszellen :

- + : Wenige undifferenzierte Zellen im Oberflächenepithel
- ++ : Mehrere Schichten undifferenzierter Zellen in der basalen Region des Oberflächenepithels
- O : Erneuerungszellen fehlen

Lymphocyten :

- + : Wenige Lymphocyten in L. propria und T. submucosa
- ++ : Grosse Lymphocytenansammlungen in L. propria und T. submucosa

Lamina muscularis mucosae :

- R : Kompakte Ringmuskelschicht
- Rn : Einzelne ringförmig angeordnete Muskelfasern
- L : Kompakte Längsmuskelschicht
- Ln : Einzelne längsorientierte Muskelfasern
- O : L.m.mucosae fehlt

Tabelle 7 : Qualitative Merkmale : Histologie des Mittel- und Enddarmes

Spezies	Mitteldarm		Colon	
	Erneuerungs- zellen	Lympho- cyten	Erneuerungszellen kranial	Lympho- cyten
<i>Leptotyphlops macrotynchus</i>	+	+	+	O
<i>Leptotyphlops spec.</i>	+	+	+	+
<i>Typhlina bramina</i>	+	++	+	+
<i>Typhlops vermicularis</i>	+	++	+	+
<i>Anilius scytale</i>	++	+	?	?
<i>Cylindrophis rufus</i>	+	++	+	++
<i>Xenopeltis unicolor</i>	+	++	++	++
<i>Acrochordus javanicus</i>	+	++	O	++
<i>Boa constrictor</i>	+	++	+	++
<i>Elaphe longissima</i>	++	++	+	+
<i>Epicrates striatus</i>	+	++	+	++
<i>Eryx conicus</i>	++	++	+	++
<i>Tropidophis haetiannus</i>	+	++	O	+
<i>Python regius</i>	++	++	++	++
<i>Erpeton tentaculum</i>	++	++	+	+
<i>Imantodes cenchoa</i>	+	++	+	++
<i>Natrix maura</i>	++	++	+	++
<i>Sibon nebulata</i>	++	++	+	+
<i>Attractaspis bibroni</i>	+	++	+	++
<i>Cerastes vipera</i>	+	++	+	+
<i>Echis carinatus</i>	+	++	+	++
<i>Vipera berus</i>	++	++	+	++
<i>Vipera palaestinae</i>	+	++	+	++
<i>Vipera ursinii</i>	+	++	+	++

PAS-Färbung :

- + : Schwache Anfärbung
- ++ : Starke Anfärbung
- * : Nahrungsspeicher reicht bis zum Schlund
- 1 : Nahrungsspeicher fehlt

Alzianblau- / Alzianelfärbung :

- bl : Färbt blau an
- gr : Färbt grün an
- ge : Färbt gelb an
- + : Schwache Anfärbung
- ++ : Starke Anfärbung
- * : Nahrungsspeicher reicht bis zum Schlund
- 1 : Nahrungsspeicher fehlt

Tabelle 8 : Schleimhäutungen : Oberflächenepithel des Oesophagus

Species	Pars cervicalis		Pars thoracica		Speicher	
	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i>	++	gr++ge+	++	gr++ge+	++	bl+gr+ge+
<i>Leptotyphlops spec.</i>	++	gr++ge+	++	gr++ge+	++	bl+gr+ge+
<i>Typhlina bramina</i>	++	gr++ge+	++	bl+gr+	++	bl+gr+ge+
<i>Typhlops vermicularis</i>	++	gr++	++	bl+gr+ge+	++	bl+gr+ge+
<i>Anilius scytale</i>	++	bl++	++	bl++	++	bl+
<i>Cylindrophis rufus</i>	+	bl++	+	bl++	+	gr+
<i>Xenopeltis unicolor</i>	++	ge++	++	ge++	++	gr+ge+
<i>Acrochordus javanicus</i>	*	*	*	*	++	bl+gr+ge+
<i>Boa constrictor</i>	++	gr++ge++	+	bl+gr++ge++	++	bl+gr+ge+
<i>Epicrates striatus</i>	++	gr++ge++	++	bl+gr++ge+	++	bl+gr+ge+
<i>Eryx conicus</i>	++	gr++ge++	++	gr++	++	gr+ge+
<i>Tropidophis haetiianus</i>	++	ge++	++	ge++	++	ge+
<i>Python regius</i>	++	gr++	++	bl+gr+ge+	++	bl+gr+ge+
<i>Elaphe longissima</i>	+	gr++ge++	++	bl+gr+	++	bl+gr+
<i>Erepeton tentaculum</i>	+	gr++ge++	+	bl++ge++	++	bl+ge+
<i>Imantodes cenchoa</i>	+	ge++	0	0	1	1
<i>Natrix maura</i>	+	gr++ge++	++	bl+gr++ge+	++	bl+ge+
<i>Sibon nebulata</i>	+	gr++	++	bl+gr++ge+	+	bl+gr++
<i>Atractaspis bibroni</i>	++	gr+ge++	++	gr++	++	bl+gr+
<i>Cerastes vipera</i>	+	gr+ge++	++	gr+ge++	+	gr+ge+
<i>Echis carinatus</i>	+	bl+gr++ge++	+	bl+gr+ge+	+	bl+gr+
<i>Vipera berus</i>	++	ge+	+	bl+gr++	+	bl+gr+ge+
<i>Vipera palaestinae</i>	++	gr+ge++	++	gr+ge+	++	gr+ge+
<i>Vipera ursini</i>	++	ge++	++	bl++gr+ge++	++	bl+

Tabelle 9 : Schleimfärbungen : Magen

Oberflächenepithel, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alziangelbfärbung :

- bl : Färbt blau an
- gr : Färbt grün an
- ge : Färbt gelb an
- + : Schwache Anfärbung
- ++ : Starke Anfärbung

Halszone der Fundusdrüsen, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alziangelbfärbung :

- bl : Färbt blau an
- gr : Färbt grün an
- ge : Färbt gelb an
- + : Schwache Anfärbung
- ++ : Starke Anfärbung
- O : Keine Anfärbung
- 1 : Halszone fehlt
- * : Helle Zellen im Drüsenschlauch verteilt

Pylorusdrüsen, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alziangelbfärbung :

- bl : Färbt blau an
- gr : Färbt grün an
- ge : Färbt gelb an
- + : Schwache Anfärbung
- ++ : Starke Anfärbung
- O : Keine Anfärbung

Tabelle 9 : Schleimfärbungen : Magen

Species	Oberflächenepithel		Fundusdrüsen		Pylorusdrüsen	
	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i>	++	ge++	1	1	+	ge+
<i>Leptotyphlops spec.</i>	++	ge++	1	1	+	ge+
<i>Typhlina bramina</i>	++	ge++	++*	O*	++	ge+
<i>Typhlops vermicularis</i>	++	ge++	++*	O*	++	ge+
<i>Anilius scytale</i>	++	ge+	O	O	O	O
<i>Cylindrophis rufus</i>	++	ge+	++	O	++	gr++
<i>Xenopeltis unicolor</i>	++	ge++	++	O	++	O
<i>Acrochordus javanicus</i>	++	ge+	+	O	+	ge+
<i>Boa constrictor</i>	++	ge++	++	ge+	++	ge+
<i>Epicrates striatus</i>	++	ge++	++	O	++	ge++
<i>Eryx conicus</i>	++	ge++	++	O	++	ge++
<i>Tropidophis haetianus</i>	++	ge++	++	ge+	++	ge++
<i>Python regius</i>	++	ge+	++	O	++	ge++
<i>Elaphe longissima</i>	++	ge++	++	O	++	bl+
<i>Eupetion tentaculum</i>	++	ge+	++	ge+	++	ge++
<i>Imantodes cenchoa</i>	++	ge+	++	ge+	++	ge++
<i>Natrix maura</i>	++	ge++	++	ge+	++	ge++
<i>Sibon nebulata</i>	++	gr++	+	ge++	+	ge++
<i>Atractaspis bibroni</i>	++	ge+	++	O	++	ge+
<i>Cerastes vipera</i>	++	ge+	++	O	++	O
<i>Echis carinatus</i>	++	ge+	++	O	++	O
<i>Vipera berus</i>	++	ge+	++	O	++	O
<i>Vipera palaestinae</i>	++	ge+	++	O	++	O
<i>Vipera ursinii</i>	++	ge+	++	O	++	ge+

Tabelle 10 : Schleimfärbungen : Mittel- und Enddarm

Becherzellen des Mitteldarmes, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alzialgelbfärbung

bl : Färbt blau an
gr : Färbt grün an
ge : Färbt gelb an
+ : Schwache Anfärbung
++ : Starke Anfärbung

Becherzellen des Colons, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alzialgelbfärbung :

bl : Färbt blau an
gr : Färbt grün an
ge : Färbt gelb an
+ : Schwache Anfärbung
++ : Starke Anfärbung

Schleimzellen des Urodäums, PAS-Färbung, Alzianblau- / Alzialgelbfärbung :

bl : Färbt blau an
gr : Färbt grün an
ge : Färbt gelb an
+ : Schwache Anfärbung
++ : Starke Anfärbung

Tabelle 10 : Schleimfärbungen : Mittel- und Enddarm

Species	Mitteldarm		Colon		Urodäum	
	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG	PAS	AB/AG
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i>	+	gr++ge++	++	bl++	++	ge++
<i>Leptotyphlops spec.</i>	++	gr++ge++	++	bl++	++	ge++
<i>Typhlina bramina</i>	++	gr++ge++	++	bl++	++	ge++
<i>Typhlops vermicularis</i>	++	gr++ge++	++	bl++gr+	++	ge++
<i>Anilius scytale</i>	++	bl+gr++	+	bl++	+	gr+
<i>Cylindrophis rufus</i>	+	bl+gr++	+	bl++	+	ge+
<i>Xenopeltis unicolor</i>	++	bl++gr++	++	bl++	++	gr++
<i>Acrochordus javanicus</i>	++	gr++ge+	+	bl++gr+	+	ge+
<i>Boa constrictor</i>	++	bl++gr++	+	bl++	++	gr+ge+
<i>Epicrates striatus</i>	++	gr++ge+	++	bl++gr+	+	gr+ge+
<i>Eryx conicus</i>	++	bl++gr+ge+	++	bl++gr+	++	gr+ge+
<i>Tropidophis haetianus</i>	++	gr++ge+	++	ge++	++	ge++
<i>Python regius</i>	+	bl++gr+	++	bl++gr+	++	gr+ge+
<i>Eliaphe longissima</i>	++	bl++gr+	+	bl++	+	ge+
<i>Erpeton tentaculum</i>	++	bl++	+	bl++gr+	++	gr+
<i>Imantodes cenchoa</i>	+	bl++gr+	+	bl++	+	gr+ge+
<i>Natrix maura</i>	+	bl++gr+	+	bl++gr++	+	gr+
<i>Sibon nebulata</i>	+	bl++	+	bl++	++	ge+
<i>Atractaspis bibroni</i>	++	bl++	+	bl++	+	gr+
<i>Cerastes vipera</i>	++	bl++	+	bl++	+	ge+
<i>Echis carinatus</i>	++	bl++gr+	++	bl++gr+	+	ge+
<i>Vipera berus</i>	++	bl++	+	bl++	+	gr+
<i>Vipera palaestinae</i>	++	bl++	+	bl++	+	ge+
<i>Vipera ursinii</i>	++	bl++	++	bl++	++	gr+

Tabelle 11 : Quantitative Merkmale : Anzahl Becherzellen pro 100µ Oesophagusepithel)

Legende : A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrotyrnychus</i>	C	8.6	7.9	12.2	10.1	11.0	13.9	17.8	17.3	16.5	0.0	0.0
<i>L. spec.</i>	C	8.4	8.4	10.5	11.9	11.8	14.2	15.0	16.7	12.8	0.0	0.0
<i>T. bramina</i>	C	6.1	8.7	10.0	12.0	12.1	13.9	16.4	14.1	14.7	0.0	0.0
<i>T. verrucularis</i>	C	10.4	11.9	11.6	13.6	15.2	15.6	17.8	17.9	13.3	0.0	0.0
<i>A. scytale</i>	A	9.8	13.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>C. rufus</i>	A	9.0	19.3	19.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>X. unicolor</i>	A	10.0	11.8	10.2	11.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>A. javanicus</i>	A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>B. constrictor</i>	A	11.5	12.4	11.6	11.0	16.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>E. striatus</i>	A	12.8	13.3	13.4	13.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>E. conicus</i>	A	11.4	11.8	11.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>T. haetianus</i>	A	13.6	10.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>P. regius</i>	A	6.9	6.4	12.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>E. tentaculum</i>	A	6.2	9.7	11.5	12.8	12.4	12.4	16.9	19.3	0.0	0.0	0.0
<i>I. cenchrea</i>	A	8.4	9.1	10.0	12.4	11.8	9.7	12.4	13.6	18.5	19.4	20.1
<i>N. maura</i>	A	2.4	4.6	7.3	7.2	7.1	7.1	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>S. nebulata</i>	C	2.5	2.6	2.4	2.5	2.8	3.0	3.0	4.3	3.8	0.0	0.0
<i>A. bibroni</i>	A	12.0	12.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>C. vipera</i>	A	8.8	9.5	8.8	1.0	5.2	20.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>E. carinatus</i>	B	9.3	8.8	8.8	8.7	11.5	10.2	15.7	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>V. benus</i>	A	2.5	0.8	3.1	3.4	2.1	4.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>V. ursinii</i>	B	12.1	12.4	10.2	9.8	8.7	9.5	8.8	0.0	0.0	0.0	0.0

Tabelle 12 : Quantitative Merkmale : Länge der Basalmembran des Oesophagusepithels

Legende : Dimension: $\text{mm}/\sqrt[3]{\text{Körpergewicht}}$ in g; A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0%	20%	40%	60%	80%	100%
<i>Leptotyphlops macrotynchus</i>	C	1.9	2.4	1.8	2.3	2.9	4.0
<i>Leptotyphlops spec.</i>	C	1.5	1.9	2.4	2.6	4.2	3.1
<i>Typhlina bramina</i>	C	3.4	2.9	2.8	3.1	4.6	3.9
<i>Typhlops vermicularis</i>	C	2.1	2.0	2.7	3.0	5.2	5.9
<i>Anilius scytale</i>	A	3.5	4.5	3.7	3.6	4.7	5.4
<i>Cylindrophis rufus</i>	A	5.4	5.1	4.4	4.3	5.2	6.2
<i>Xenopeltis unicolor</i>	A	7.4	4.2	3.7	3.7	4.6	6.0
<i>Acrochordus javanicus</i>	A	5.8	4.6	5.2	5.2	5.8	7.9
<i>Boa constrictor</i>	A	3.7	3.4	6.4	6.8	9.3	16.0
<i>Epicrates striatus</i>	A	5.6	7.4	6.0	7.5	7.6	11.3
<i>Eryx conicus</i>	A	9.5	8.9	7.8	7.6	9.1	17.2
<i>Tropidophis haetiianus</i>	A	5.0	4.1	3.3	4.4	6.1	11.0
<i>Python regius</i>	A	2.8	3.4	4.2	4.1	5.1	11.9
<i>Epeton tentaculum</i>	A	6.4	3.6	3.6	4.4	5.5	7.1
<i>Imantodes cenchoa</i>	A	3.5	3.5	3.7	4.1	5.3	6.0
<i>Natrix maura</i>	A	5.2	5.0	4.9	4.8	5.1	11.2
<i>Sibon nebulata</i>	C	3.3	3.4	3.2	3.5	4.9	5.3
<i>Atractaspis bibroni</i>	A	5.9	5.0	5.0	4.6	5.7	6.5
<i>Cerastes vipera</i>	A	5.9	6.4	5.2	4.8	5.3	5.6
<i>Echis carinatus</i>	B	3.6	4.2	4.2	3.5	4.0	7.0
<i>Vipera berus</i>	A	3.4	3.7	4.3	5.2	5.5	11.6
<i>Vipera ursinii</i>	B	7.8	5.8	5.4	5.8	10.4	9.4

Tabelle 13 : Quantitative Merkmale : Dicke der Tunica muscularis (Str. circ.) des Oesophagus

Legende : Dimension: $\mu^2 \sqrt{\text{Körpergewicht}}$ in g; A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrotyruchus</i>	C	0.0	3.0	3.3	6.3	10.8	15.0	9.0	4.0	3.3	4.4	3.9
<i>L. spec.</i>	C	0.9	2.0	8.9	8.2	3.2	12.8	9.5	10.4	7.5	7.9	7.5
<i>T. bramina</i>	C	0.0	2.9	4.9	4.2	3.6	6.1	6.1	5.3	5.4	7.1	7.0
<i>T. vermicularis</i>	C	2.0	3.0	2.8	3.1	4.6	5.7	5.4	4.5	5.9	4.6	5.0
<i>A. scytale</i>	A	0.0	6.2	5.5	9.7	15.7	12.9	20.6	16.2	16.8	19.2	20.3
<i>C. rufus</i>	A	6.1	6.1	5.8	8.8	14.9	17.5	18.8	19.7	23.8	21.9	26.0
<i>X. unicolor</i>	A	0.0	1.8	2.8	6.3	11.1	13.2	20.2	18.4	12.8	12.8	15.1
<i>A. javanicus</i>	A	2.6	1.6	2.0	1.9	3.8	3.7	4.6	7.7	11.5	27.5	45.6
<i>B. constrictor</i>	A	1.7	1.2	1.4	3.0	4.8	12.8	14.5	21.0	26.2	39.2	50.9
<i>E. striatus</i>	A	0.0	1.2	1.6	3.4	9.5	14.1	18.7	17.8	6.3	13.9	20.6
<i>E. conicus</i>	A	0.5	1.4	1.8	7.8	11.5	15.4	19.0	17.0	18.1	37.5	40.1
<i>T. haetianus</i>	A	1.2	1.9	3.3	6.5	3.8	6.8	4.9	8.5	9.0	11.1	19.8
<i>P. regius</i>	A	1.7	2.3	2.3	2.6	7.1	13.0	18.5	19.0	25.4	25.9	31.1
<i>E. tentaculum</i>	A	0.0	1.5	1.7	4.2	4.1	5.4	5.8	9.2	19.8	20.8	38.3
<i>I. cerchoa</i>	A	0.0	0.9	1.2	3.0	5.2	6.0	5.8	5.8	6.2	6.0	15.0
<i>N. maura</i>	A	0.0	0.7	1.5	6.1	10.0	15.8	15.6	18.2	19.4	22.1	30.1
<i>S. nebulata</i>	C	3.1	2.9	4.7	6.0	5.8	8.3	8.3	7.7	6.9	7.4	7.4
<i>A. bibroni</i>	A	0.1	3.2	8.6	13.8	18.5	13.3	5.1	9.6	6.4	7.5	5.1
<i>C. vipera</i>	A	1.4	1.8	1.3	6.0	4.8	18.2	15.5	15.0	15.5	21.5	26.0
<i>E. carinatus</i>	B	0.0	1.0	1.8	2.0	1.7	4.5	5.0	6.8	3.1	12.6	25.3
<i>V. berns</i>	A	1.7	1.6	5.3	4.3	6.2	10.5	11.3	11.1	7.0	11.4	26.1
<i>V. ursinii</i>	B	1.6	1.6	2.5	4.9	10.0	11.8	15.8	10.4	23.7	24.1	33.1

Tabelle 14 : Quantitative Merkmale : Länge der Hals- und der Schlauchregion der Fundusdrüsen

Legende : Dimension: $\mu^3\sqrt{\text{Körpergewicht}}$ in g; H: Hals, S: Schlauch, *: Pylorusdrüsen; A: Vert., B: Vert.+Inv., C: Invert.

Species	Nahrung	0			20			40			60			80			100 %		
		H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S	H	S
<i>L. macrohynchus</i>	C	0.0	39.6	0.0	37.5	0.0	38.5	0.0	35.9	0.0	39.8	42.5*	0.0						
<i>L. spec.</i>	C	0.0	36.1	0.0	52.0	0.0	42.1	0.0	37.2	0.0	45.5	41.2*	0.0						
<i>T. brannina</i>	C	0.0	35.9	0.0	58.4	0.0	50.3	0.0	41.0	0.0	65.9	70.6*	0.0						
<i>T. vermicularis</i>	C	0.0	45.1	0.0	49.6	0.0	38.0	0.0	37.7	0.0	39.8	23.8*	0.0						
<i>A. scytale</i>	A	16.1	103.3	14.7	93.5	9.2	58.4	15.4	80.3	34.9*	0.0	42.7*	0.0						
<i>C. rufus</i>	A	14.2	78.9	12.7	56.7	12.5	31.3	29.8	12.1	18.1*	0.0	22.5*	0.0						
<i>X. unicolor</i>	A	6.3	23.7	4.4	33.9	5.1	34.9	5.9	25.9	5.6	14.2	7.1*	0.0						
<i>A. javanicus</i>	A	3.1	38.4	2.9	35.9	2.8	20.2	3.4	10.0	5.5*	0.0	4.3*	0.0						
<i>B. constrictor</i>	A	5.6	48.1	5.6	33.0	7.3	14.9	10.0	4.8	13.9*	0.0	15.6*	0.0						
<i>E. striatus</i>	A	8.1	34.9	7.6	28.8	7.3	22.0	13.9	11.5	12.0*	0.0	13.9*	0.0						
<i>E. conicus</i>	A	4.3	36.5	5.5	38.9	4.3	30.5	9.2	10.7	12.5*	0.0	10.4*	0.0						
<i>T. haefianus</i>	A	10.2	58.9	9.8	48.6	11.0	38.8	14.7	8.5	16.4*	0.0	16.1*	0.0						
<i>P. regius</i>	A	5.4	41.5	8.5	40.5	8.3	21.5	11.0	2.0	9.8*	0.0	11.5*	0.0						
<i>E. tentaculum</i>	A	12.0	71.3	10.7	70.8	12.9	46.4	12.0	19.0	33.5*	0.0	28.8*	0.0						
<i>I. cenchoa</i>	A	7.2	8.2	5.5	12.2	4.0	9.8	6.4	6.0	8.0*	0.0	9.5*	0.0						
<i>N. maura</i>	A	3.2	22.0	3.0	32.5	3.8	14.9	5.0	4.8	7.2*	0.0	9.5*	0.0						
<i>S. nebulata</i>	C	10.4	35.3	8.2	41.6	8.5	39.6	14.7	23.0	16.0*	0.0	18.2*	0.0						
<i>A. bibroni</i>	A	13.2	24.9	12.5	22.2	11.2	22.2	12.2	25.6	10.0	14.4	12.7*	0.0						
<i>C. viperi</i>	A	16.4	53.5	13.7	43.0	14.7	38.3	17.1	29.5	16.8*	0.0	14.7*	0.0						
<i>E. carinatus</i>	B	12.0	34.9	9.0	32.5	10.0	25.2	11.7	21.9	18.1*	0.0	13.9*	0.0						
<i>V. berus</i>	A	10.5	32.0	12.9	27.8	13.4	31.3	18.8	11.7	16.4*	0.0	15.6*	0.0						
<i>V. ursinii</i>	B	16.4	40.3	20.0	40.0	22.0	42.0	17.3	25.2	18.3*	0.0	17.9*	0.0						

Tabelle 15 : Quantitative Merkmale : Länge der Basalmembran des Magenepithels

Legende : Dimension: $\text{mm}^3 \sqrt{\text{Körpergewicht}}$ in g; A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0%	20%	40%	60%	80%	100 %
<i>Leptotyphlops macrotyrnchus</i>	C	3.9	3.9	3.8	3.1	3.4	3.0
<i>Leptotyphlops spec.</i>	C	3.6	4.0	3.5	4.0	3.9	3.8
<i>Typhlina bramina</i>	C	4.5	4.9	4.2	4.9	5.9	2.2
<i>Typhlops vermicularis</i>	C	6.0	6.8	6.9	6.8	5.9	3.9
<i>Anilius scytale</i>	A	7.2	8.7	7.2	5.6	3.7	2.7
<i>Cylindrophis rufus</i>	A	6.9	5.5	5.0	4.1	2.2	2.5
<i>Xenopeltis unicolor</i>	A	7.9	8.5	7.8	5.7	3.9	2.5
<i>Acerchordus javanicus</i>	A	8.0	8.2	6.5	5.5	4.6	2.6
<i>Boa constrictor</i>	A	15.6	19.3	13.6	5.6	3.2	2.9
<i>Epicrates striatus</i>	A	10.6	10.8	7.2	6.0	4.2	2.9
<i>Eryx conicus</i>	A	18.0	19.1	14.7	9.0	4.8	3.5
<i>Tropidophis haetianus</i>	A	10.5	10.2	12.5	8.5	4.4	1.4
<i>Python regius</i>	A	12.6	12.7	10.6	5.4	2.9	3.4
<i>Erpeton tentaculum</i>	A	6.9	9.4	8.7	7.8	2.1	1.8
<i>Imantodes cenchoa</i>	A	6.2	6.3	6.2	5.0	3.9	2.7
<i>Natrix maura</i>	A	13.7	12.5	14.0	5.8	3.5	3.0
<i>Sibon nebulata</i>	C	5.5	5.7	5.7	4.8	4.2	3.2
<i>Atractaspis bibroni</i>	A	6.7	5.2	5.2	7.8	5.5	1.7
<i>Cerastes vipera</i>	A	5.8	7.0	7.0	4.8	4.3	2.6
<i>Echis carinatus</i>	B	9.1	8.8	8.8	5.0	4.1	2.5
<i>Vipera berus</i>	A	11.6	11.6	12.0	7.2	5.9	3.8
<i>Vipera ursinii</i>	B	7.2	11.2	13.0	10.7	8.9	3.7

Tabelle 16 : Quantitative Merkmale : Dicke der Tunica muscularis des Magens

Legende : Dimension: $\mu^3\sqrt{\text{Körpergewicht}}$; c: Stratum circ., l: Stratum long., A: Vertebraten, B: Vert.+Invert., C: Invertebraten

Species	Nahrung	0			20			40			60			80			100%		
		c	l	c	l	c	l	c	l	c	l	c	l	c	l	c	l	c	l
<i>L. macrotyruchus</i>	C	9.5	8.7	10.1	6.2	8.3	7.0	9.7	5.6	19.8	7.2	47.9	7.7						
<i>L. spec.</i>	C	8.1	6.0	11.1	6.8	10.9	7.3	23.1	7.1	58.8	7.1	90.0	0.0						
<i>T. bramnia</i>	C	5.8	5.3	7.9	8.0	9.1	8.0	15.3	6.2	46.3	8.5	121.3	0.0						
<i>T. verrucularis</i>	C	6.9	5.9	13.5	8.3	14.4	4.5	48.9	7.3	131.1	5.3	119.4	0.0						
<i>A. scyale</i>	A	38.1	6.3	46.0	4.5	106.4	8.8	108.6	10.3	148.0	18.1	53.7	0.0						
<i>C. rufus</i>	A	36.6	7.1	70.9	10.9	59.6	8.3	73.7	14.6	34.8	12.5	30.0	7.5						
<i>X. unicolor</i>	A	25.7	11.5	59.0	3.1	76.3	5.9	76.3	1.5	76.7	1.2	59.1	13.2						
<i>A. javanicus</i>	A	32.7	10.7	28.7	9.3	28.4	7.9	33.6	5.8	42.4	7.7	96.1	10.1						
<i>B. constrictor</i>	A	104.7	28.2	135.4	19.5	124.3	17.2	119.4	13.5	56.6	8.4	72.8	9.1						
<i>E. stratus</i>	A	32.9	18.6	60.2	10.6	58.4	8.5	78.7	6.0	85.0	7.3	33.4	3.5						
<i>E. conicus</i>	A	27.4	27.5	115.5	13.6	115.3	11.0	87.5	11.8	99.4	8.8	43.6	6.8						
<i>T. haetianus</i>	A	27.3	13.0	56.7	10.8	75.2	15.3	94.6	12.2	66.7	13.3	32.5	3.7						
<i>P. regius</i>	A	74.8	13.1	90.4	29.0	91.5	15.3	90.6	13.0	71.7	23.4	37.6	11.8						
<i>E. tentaculum</i>	A	39.8	11.6	30.8	11.5	37.7	11.0	57.5	13.6	132.5	28.8	125.3	25.6						
<i>I. cenchoa</i>	A	15.6	2.6	18.4	5.8	20.9	5.9	35.0	6.4	34.8	7.2	33.7	0.0						
<i>N. maura</i>	A	31.4	13.2	58.2	7.2	43.2	7.3	62.4	7.8	58.1	11.5	64.5	7.2						
<i>S. nebulata</i>	C	10.5	5.0	13.2	6.1	12.1	5.6	18.7	5.8	38.3	7.3	72.6	8.4						
<i>A. bibroni</i>	A	13.6	3.6	30.0	5.0	74.0	6.1	77.9	5.5	110.6	3.3	58.7	1.9						
<i>C. vipera</i>	A	49.7	12.9	82.5	15.9	137.4	22.6	111.4	10.4	72.6	11.1	22.2	4.4						
<i>E. carinatus</i>	B	33.0	7.0	52.5	11.3	53.7	8.4	56.7	9.4	53.7	3.6	92.4	33.5						
<i>V. berus</i>	A	58.5	11.8	87.4	15.9	139.4	20.9	147.1	17.2	80.0	8.8	74.1	9.7						
<i>V. ursinii</i>	B	22.1	12.0	45.8	19.9	78.4	14.9	152.4	15.8	176.7	0.0	169.7	2.5						

Tabelle 17 : Quantitative Merkmale : Anzahl Becherzellen pro 100µ Darmepithel

Legende : A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrotyrnychus</i>	C	3.4	4.4	4.9	6.3	7.5	6.8	7.5	6.6	8.4	7.9	7.2
<i>L. spec.</i>	C	3.6	4.0	4.5	5.2	6.9	6.9	7.8	7.5	9.0	9.2	9.0
<i>T. bramini</i>	C	2.6	2.5	3.0	3.1	4.3	3.8	8.2	9.0	9.2	9.3	9.0
<i>T. verniclaris</i>	C	4.7	5.1	5.9	7.9	12.4	12.4	13.3	11.3	12.8	12.2	12.6
<i>A. scytale</i>	A	1.7	1.6	2.6	2.5	4.4	7.2	5.6	4.8	3.6	2.5	3.3
<i>C. rufus</i>	A	1.6	2.1	2.3	3.3	3.3	3.6	4.4	4.6	5.5	7.2	8.0
<i>X. unicolor</i>	A	3.9	4.9	4.9	5.4	5.9	8.2	11.1	11.8	15.4	13.9	13.3
<i>A. javanicus</i>	A	14.4	10.1	8.6	8.6	8.7	8.8	10.3	10.5	10.2	12.8	14.8
<i>B. constrictor</i>	A	7.7	7.5	6.4	5.4	6.7	5.7	8.7	9.8	11.5	12.8	15.4
<i>E. stratus</i>	A	5.1	3.1	4.1	4.4	4.6	5.2	7.0	8.7	11.3	12.1	14.1
<i>E. conicus</i>	A	5.3	5.3	6.6	7.8	10.8	10.3	11.9	10.1	11.9	11.6	13.2
<i>T. haetianus</i>	A	5.1	5.2	4.6	3.6	4.8	5.2	10.5	11.0	12.9	13.9	13.6
<i>P. regius</i>	A	0.0	0.2	1.3	2.1	4.3	6.6	10.5	11.5	12.1	12.0	15.1
<i>E. tentaculum</i>	A	12.8	11.6	10.8	7.7	9.5	8.0	11.0	8.5	19.5	19.0	18.7
<i>I. cenchoa</i>	A	5.2	5.1	5.4	5.0	6.1	7.3	7.0	7.9	9.1	8.8	8.5
<i>N. maura</i>	A	4.2	5.6	3.1	3.4	5.8	7.2	7.4	7.0	11.4	10.8	11.7
<i>S. nebulata</i>	C	5.4	5.8	7.4	7.0	6.4	6.8	7.0	7.3	8.9	10.1	13.5
<i>A. bilbroni</i>	A	8.2	7.0	7.5	5.2	4.9	6.1	6.4	7.4	9.2	10.8	14.6
<i>C. vipera</i>	A	3.3	2.6	3.9	4.1	4.6	6.1	8.0	7.5	12.0	11.1	9.8
<i>E. caninatus</i>	B	7.5	10.8	10.5	9.3	10.1	9.7	10.3	10.8	11.0	10.9	10.2
<i>V. berus</i>	A	7.2	7.4	9.2	10.0	11.1	12.6	15.1	16.1	18.5	16.2	15.9
<i>V. ursini</i>	B	5.4	7.7	9.3	12.4	12.3	12.1	12.6	13.1	17.0	16.5	16.8

Tabelle 18 : Quantitative Merkmale : Grösse der Schleimtheken der Becherzellen in der Darmmucosa

Legende : Dimension: μ^2 ; Formel: $\frac{1}{2}XH\ddot{O}heXBreiteXt$; A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrogynuchus</i>	C	65.5	63.9	73.5	68.8	81.5	82.4	80.1	75.2	68.1	76.6	72.5
<i>L. spec.</i>	C	62.0	59.8	65.5	70.0	68.8	76.4	77.1	74.0	75.0	75.8	84.5
<i>T. brannia</i>	C	34.1	29.9	24.8	29.1	33.6	35.2	33.2	39.4	60.7	55.0	92.5
<i>T. vermicularis</i>	C	67.7	51.7	55.5	50.1	54.6	60.8	71.6	74.7	84.7	94.4	97.3
<i>A. scytale</i>	A	69.4	67.7	70.3	87.3	141.6	90.8	82.2	72.3	58.4	54.4	85.0
<i>C. nifus</i>	A	52.2	41.8	60.8	51.7	70.0	76.1	76.1	72.8	63.4	69.1	70.0
<i>X. unicolor</i>	A	125.6	134.2	128.0	140.8	133.8	124.2	212.5	164.9	172.8	201.1	222.0
<i>A. javanicus</i>	A	122.2	80.1	64.6	79.9	80.1	70.4	76.0	78.4	77.4	99.1	183.3
<i>B. constrictor</i>	A	58.5	48.1	51.8	50.5	46.9	45.1	39.5	45.7	40.2	45.8	50.1
<i>E. stratus</i>	A	126.3	145.7	141.9	103.5	88.1	90.2	140.2	202.1	195.4	147.5	187.2
<i>E. conicus</i>	A	44.7	47.7	41.3	80.2	54.4	52.7	50.3	89.9	85.9	89.2	111.5
<i>T. haethanus</i>	A	81.4	55.7	65.7	51.5	62.9	88.9	136.0	128.6	127.1	144.0	164.2
<i>P. regius</i>	A	83.2	75.4	72.9	79.4	85.0	90.3	123.0	104.7	130.8	102.7	207.0
<i>E. tentaculum</i>	A	73.4	55.1	57.9	56.9	53.9	76.6	60.9	54.8	128.7	88.6	115.2
<i>I. cenchoa</i>	A	98.2	97.0	85.2	78.1	95.3	92.4	101.5	128.0	121.5	130.6	129.1
<i>N. mauro</i>	A	101.4	97.3	100.1	99.2	101.5	95.9	104.0	114.7	132.1	128.5	145.4
<i>S. nebulata</i>	C	92.4	94.9	87.6	96.5	95.3	99.6	102.0	125.5	128.0	126.0	132.8
<i>A. bibroni</i>	A	58.2	58.8	65.0	53.4	63.7	63.9	54.6	64.5	112.2	124.0	149.3
<i>C. vipera</i>	A	136.4	102.3	107.3	91.0	109.6	102.7	138.1	143.9	152.0	125.0	156.1
<i>E. carinatus</i>	B	243.2	206.1	184.5	201.1	195.6	231.3	213.1	187.5	154.7	127.9	180.6
<i>V. berus</i>	A	67.3	64.5	62.5	82.7	82.0	107.7	130.8	132.1	88.1	145.9	134.0
<i>V. ursinji</i>	B	100.2	80.8	91.5	89.2	105.1	111.3	100.9	141.2	136.2	275.7	243.6

Tabelle 19 : Quantitative Merkmale : Dicke der Tunica muscularis (Str. circ.) des Mitteldarmes

Legende : Dimension: $\mu^2 \sqrt{\text{Körpergewicht}}$ in g; A: Vertebraten, B: Vertebraten + Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrohynchus</i>	C	8.5	10.1	9.3	9.8	9.6	10.1	7.9	9.8	8.5	9.3	9.8
<i>L. spec.</i>	C	8.7	9.5	9.5	9.4	9.6	9.1	9.3	9.3	12.2	15.4	13.1
<i>T. brannina</i>	C	8.7	7.8	7.5	8.5	7.2	8.2	8.3	17.4	17.6	20.8	16.6
<i>T. vermicularis</i>	C	5.9	8.8	9.0	7.5	9.5	7.8	12.0	11.7	9.6	11.9	12.5
<i>A. scytale</i>	A	18.4	16.9	11.6	17.5	19.1	26.3	14.8	6.6	12.2	9.8	12.8
<i>C. rubus</i>	A	22.7	21.4	23.8	19.6	21.9	14.1	13.2	6.2	6.7	27.8	37.6
<i>X. unicolor</i>	A	6.5	11.6	7.3	6.2	9.4	8.5	11.7	15.5	9.1	12.0	13.7
<i>A. javanicus</i>	A	68.4	40.3	40.3	73.3	39.0	35.4	37.9	33.0	39.1	40.3	92.8
<i>B. constictor</i>	A	8.2	10.4	10.3	12.5	8.7	12.3	15.1	18.9	19.0	24.0	16.9
<i>E. striatus</i>	A	15.1	12.7	9.1	7.5	8.1	8.8	11.7	9.5	7.6	16.8	7.0
<i>E. conicus</i>	A	15.6	11.7	15.1	12.9	14.2	14.5	14.7	19.5	15.9	18.8	23.2
<i>T. haetianus</i>	A	14.4	16.3	19.9	12.7	15.9	21.6	17.7	17.5	18.4	27.7	35.0
<i>P. regius</i>	A	12.2	8.1	8.5	10.3	9.9	12.2	15.5	14.5	14.8	16.4	14.9
<i>E. tentaculum</i>	A	64.0	54.0	58.8	50.9	54.8	58.7	62.5	53.4	50.2	25.9	47.1
<i>I. cerchosa</i>	A	16.3	14.2	13.9	14.5	14.1	13.2	14.9	14.1	12.7	17.2	16.1
<i>N. maura</i>	A	19.0	17.4	15.2	15.7	14.3	14.8	18.1	18.3	17.1	17.1	17.0
<i>S. nebulata</i>	C	9.6	9.5	9.1	8.4	10.2	10.0	10.1	9.8	9.1	9.0	9.0
<i>A. bibroni</i>	A	23.0	10.7	12.9	15.5	13.5	13.6	13.9	14.9	21.6	23.3	24.5
<i>C. vipera</i>	A	22.9	20.6	12.1	14.2	22.7	18.9	15.7	17.4	6.8	8.6	12.3
<i>E. carinatus</i>	B	17.8	25.6	11.7	11.6	10.4	9.4	8.3	6.1	6.5	4.2	3.7
<i>V. berns</i>	A	21.8	9.4	9.1	8.2	10.9	12.4	9.4	11.2	13.7	8.2	9.0
<i>V. ursinii</i>	B	19.2	24.2	17.9	19.8	21.7	15.7	14.5	29.8	36.4	24.8	19.0

Tabelle 20 : Quantitative Merkmale : Dicke der Tunica muscularis (Str. long.) des Mitteldarmes

Legende : Dimension: $\mu^3\sqrt{\text{Körpergewicht}}$ in g; A: Vertebraten, B: Vertebraten+ Invertebraten, C: Invertebraten

Species	Nahrung	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 %
<i>L. macrothynchus</i>	C	5.4	6.9	7.2	6.8	5.4	6.3	5.3	6.6	6.4	6.6	5.5
<i>L. spec.</i>	C	5.4	5.8	5.7	5.8	5.5	5.8	5.8	6.1	6.0	7.0	7.2
<i>T. bramina</i>	C	7.5	5.9	5.1	5.1	4.7	5.3	7.0	10.8	11.5	13.6	10.6
<i>T. vermicularis</i>	C	4.2	4.9	4.4	3.9	5.4	3.7	5.1	6.5	3.7	5.9	6.3
<i>A. scytale</i>	A	6.3	5.9	5.6	7.3	8.4	11.7	6.5	3.5	3.5	3.9	4.8
<i>C. rufus</i>	A	9.2	6.8	7.9	8.7	11.2	6.7	7.0	3.8	3.3	10.9	10.7
<i>X. unicolor</i>	A	2.8	5.9	3.4	3.4	2.9	2.5	4.6	4.7	4.3	5.0	6.9
<i>A. javanicus</i>	A	5.0	2.7	2.2	4.6	2.5	2.1	2.3	2.0	2.2	2.4	3.1
<i>B. constrictor</i>	A	4.2	5.2	4.5	5.4	4.2	5.9	4.4	6.7	8.2	9.0	6.3
<i>E. striatus</i>	A	7.0	4.8	4.7	4.7	3.9	5.4	7.2	4.7	4.2	2.7	4.7
<i>E. conicus</i>	A	9.0	4.7	5.1	6.0	5.4	8.2	6.6	11.0	9.3	10.0	8.5
<i>T. haetianus</i>	A	5.6	5.1	4.9	4.3	3.9	5.2	5.1	5.4	5.4	6.4	8.4
<i>P. regius</i>	A	5.9	3.7	5.6	5.1	5.1	6.2	7.9	7.7	13.9	13.2	10.2
<i>E. tentaculum</i>	A	10.5	6.7	9.6	7.7	9.5	10.9	11.8	9.8	11.8	5.1	9.9
<i>I. cenchra</i>	A	6.4	6.3	6.3	6.7	6.5	6.3	5.9	6.2	6.3	6.0	6.3
<i>N. maura</i>	A	5.0	5.4	5.5	4.9	5.2	3.8	5.0	5.0	5.1	5.2	5.5
<i>S. nebulata</i>	C	9.1	9.4	8.7	9.0	9.3	9.2	9.2	8.4	7.3	8.1	8.1
<i>A. bibroni</i>	A	4.3	3.0	4.1	4.5	3.8	4.1	3.3	3.4	4.8	5.3	6.0
<i>C. vipera</i>	A	10.9	10.9	7.2	9.5	9.1	8.4	6.0	9.8	5.1	3.6	8.6
<i>E. carinatus</i>	B	8.9	7.7	7.5	6.7	6.4	6.5	4.5	3.5	3.5	2.6	3.1
<i>V. berus</i>	A	13.5	5.0	5.2	4.1	5.3	7.0	4.8	6.8	10.3	4.7	5.8
<i>V. ursinji</i>	B	10.2	16.1	7.8	9.0	9.4	8.6	6.7	14.8	22.2	11.5	18.5

Tabelle 21 : Quantitative Merkmale : Anzahl Becherzellen pro 100µ Colonepithel

Legende : * : Geschichtetes Epithel mit hochprismatischen Schleimzellen; A: Vertebraten, B: Vert. + Invert., C: Invertebraten

Species	Nahrung	0%	20%	40%	60%	80%	100 %
<i>Leptotyphlops macrorhynchus</i>	C	12.5	13.6	11.9	11.1	10.7	15.7
<i>Leptotyphlops spec.</i>	C	13.2	13.1	10.0	9.8	10.5	13.2
<i>Typhlina biamina</i>	C	9.6	9.1	9.1	10.0	10.1	13.3
<i>Typhlops vermicularis</i>	C	10.1	9.8	10.7	12.3	13.4	11.6
<i>Anilius scytale</i>	A	10.2	9.8	10.7	13.1	12.3	15.1
<i>Cylindrophis rufus</i>	A	-	-	-	11.5	-	-
<i>Xenopeltis unicolor</i>	A	9.7	10.1	10.8	13.8	16.8	11.4
<i>Acrochordus javanicus</i>	A	17.6	20.3	15.4	17.2	16.6	19.6
<i>Boa constrictor</i>	A	13.9	17.4	18.5	13.9	14.7	24.2
<i>Epicrates striatus</i>	A	12.3	11.1	11.3	13.7	11.5	*
<i>Eryx conicus</i>	A	10.3	10.8	11.2	10.8	9.9	*
<i>Topidophis haetiannus</i>	A	10.2	11.6	17.6	19.3	15.4	*
<i>Python regius</i>	A	13.8	13.1	14.9	10.0	10.7	17.5
<i>Eupeton tentaculum</i>	A	21.6	20.8	11.1	10.2	13.1	5.2
<i>Imantodes cenchoa</i>	A	15.2	12.3	12.8	10.7	11.2	*
<i>Natrix maura</i>	A	18.4	19.1	18.4	15.3	19.2	19.5
<i>Sibon nebulata</i>	C	10.5	10.0	9.8	11.2	10.1	*
<i>Atractaspis bibroni</i>	A	10.6	10.3	12.6	11.5	15.7	6.4
<i>Cerastes vipera</i>	A	4.3	5.9	7.4	8.6	3.0	*
<i>Echis carinatus</i>	B	7.7	8.5	6.9	9.7	7.5	*
<i>Vipera berus</i>	A	12.5	12.3	12.6	12.6	*	*
<i>Vipera ursinii</i>	B	9.2	10.5	8.5	9.6	*	*

Tabelle 22 : Quantitative Merkmale : Dicke der Tunica muscularis des Colons

Legende : Dimension: $\mu^3 \sqrt{\text{Körpergewicht}}$, c: Stratum circ., l: Stratum long., A: Vert. B: Vert.+ Invert., C: Invert.

Species	Nahrung	0			20			40			60			80			100%		
		c	l		c	l		c	l		c	l		c	l		c	l	
<i>L. macrotyrnchus</i>	C	12.6	7.5		9.3	4.4		9.7	5.3		11.9	5.0		33.7	33.6		11.9	8.8	
<i>L. spec.</i>	C	11.4	6.4		9.2	7.1		9.2	6.1		10.5	5.9		15.4	14.9		15.0	14.2	
<i>T. bramina</i>	C	10.3	9.3		25.3	21.8		11.0	9.5		8.3	11.7		8.3	11.7		7.8	17.4	
<i>T. vermicularis</i>	C	10.0	6.1		11.6	7.6		8.9	9.0		7.3	9.4		6.8	13.6		7.6	22.8	
<i>A. scytale</i>	A	13.1	7.5		34.8	10.8		24.3	11.6		21.4	12.9		21.9	30.2		23.1	34.2	
<i>C. rufus</i>	A	-	-		-	-		-	-		4.2	3.2		-	-		-	-	
<i>X. unicolor</i>	A	3.6	2.3		10.3	6.3		6.0	5.6		10.7	14.3		11.3	9.0		10.6	8.0	
<i>A. javanicus</i>	A	146.7	9.2		69.5	22.2		15.6	15.7		23.3	14.9		6.1	8.9		8.3	19.4	
<i>B. constrictor</i>	A	7.1	2.8		9.7	4.3		9.6	7.4		5.3	6.8		5.2	11.1		37.9	8.8	
<i>E. sirriatus</i>	A	9.4	6.3		11.8	7.2		8.6	5.3		9.5	7.5		7.9	6.0		7.9	5.2	
<i>E. conficus</i>	A	34.2	11.3		26.7	10.2		16.9	14.5		13.4	15.8		9.0	24.6		15.3	0.0	
<i>T. haetianus</i>	A	24.8	9.2		20.4	21.7		10.1	12.8		8.3	17.0		7.2	18.5		8.1	12.6	
<i>P. regius</i>	A	13.0	6.1		3.9	2.5		7.4	7.3		9.4	13.4		2.9	7.9		16.8	10.3	
<i>E. tentaculum</i>	A	32.0	7.4		30.9	29.9		0.8	25.9		-	23.8		6.7	30.7		10.8	23.9	
<i>I. cenchoa</i>	A	10.4	7.2		13.3	6.1		10.1	8.2		12.4	6.2		8.5	18.0		10.1	14.2	
<i>N. maura</i>	A	9.2	9.8		7.3	6.2		4.8	5.7		5.9	5.8		7.6	8.1		13.2	16.1	
<i>S. nebulata</i>	C	10.2	8.1		9.2	7.9		8.4	7.9		8.4	5.2		8.0	5.4		10.1	8.0	
<i>A. bibroni</i>	A	6.3	6.6		8.8	8.4		12.8	9.7		7.4	4.1		-	8.0		10.4	14.1	
<i>C. vipera</i>	A	5.2	7.1		2.7	6.2		2.7	6.1		2.6	4.8		7.8	9.3		9.1	12.3	
<i>E. carinatus</i>	B	2.8	2.3		3.1	2.7		2.3	3.0		3.1	5.4		3.7	5.8		12.4	-	
<i>V. berus</i>	A	5.3	5.0		2.5	5.2		3.9	8.1		8.1	12.2		7.3	11.7		14.2	17.5	
<i>V. ursinii</i>	B	8.5	6.9		6.0	7.0		8.8	10.1		3.1	10.3		7.0	11.8		18.7	16.1	

Tabelle 23 : pH-Werte im Nahrungsspeicher und im Magen (bei *Vipera latasti*)

Legende : bei verdauenden Tieren, pH-Messung 24h nach der Nahrungsaufnahme

Ernährungszustand	pH Speichervorlauf	pH Speichermittel	pH Speicherschluss	pH Magen
Tier 1 fastend	7	7	7	4
Tier 2 fastend	8	7	7	5
Tier 3 fastend	7	7	7	4
Tier 4 fastend	7	7	7	6
Tier 5 verdauend	6	4	3	1
Tier 6 verdauend	5	5	4	2
Tier 7 verdauend	6	5	3	1
Tier 8 verdauend	6	5	3	1

Tabelle 24 : Ursprüngliche und abgeleitete Merkmale des Verdauungstraktes

Legende : ursprünglicher Merkmalszustand unterstrichen, * einzelne Ausnahmen

Familie	Oberflächenepithel der Pars cervicalis	Oberflächenepithel des Speichers: Form der Schleimtheken	Oberflächenepithel des Magens: Form der Schleimtheken	Form der Fundus- drüsen
Leptotyphlopidae	geschichtet	<u>tonnenförmig</u>	<u>tonnenförmig</u>	alveolär
Typhlopidae	geschichtet	<u>tonnenförmig</u>	<u>tonnenförmig</u>	alveolär
Aniliidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Uropeltidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Xenopeltidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Boidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Tropidophidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Acrochordidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Colubridae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>
Elapidae	?	?	?	?
Viperidae	<u>Flimmerepithel</u>	hochprismatisch	hochprismatisch	<u>tubulös</u>

(Fortsetzung Tabelle 24)

Familie	Mündung der Fundusdrüsen	Form des Pankreas	Darmrelief	Caecum
Leptotyphlopidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	Zotten	<u>vorhanden</u>
Typhlopidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	Zotten	<u>vorhanden</u>
Aniliidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	<u>Falten</u>	<u>vorhanden</u>
Uropeltidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	Zotten	<u>vorhanden</u>
Xenopeltidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	Zotten	<u>vorhanden</u>
Boidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	Zotten	<u>vorhanden*</u>
Tropidophidae	<u>in Grübchen</u>	kugelig	<u>Falten</u>	<u>vorhanden</u>
Acrochordidae	ausserhalb G.	kugelig	Lamellen	fehlt
Colubridae	ausserhalb G.	kugelig	<u>Falten</u>	fehlt*
Eliapidae	ausserhalb G.	kugelig	<u>Falten</u>	fehlt
Viperidae	<u>in Grübchen</u> od. ausserhalb	kugelig	<u>Falten</u>	fehlt

Abbildungslegenden :

Abb.1 :

Abszisse: Prozentualer Anteil des Oesophagus am Gesamtverdauungstrakt

Ordinate: Quotient Kopfrumpflänge (in cm) / $3\sqrt{\text{Körpergewicht (in g)}}$

k: Korrelationskoeffizient

Abb.2 :

Abszisse: Länge des Nahrungsspeichers (in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

Ordinate: Breite des Nahrungsspeichers (in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

Schwarze Rechtecke: Arten mit Invertebraten-Nahrung

Weisse Rechtecke: Arten mit Vertebraten-Nahrung

Kreuze: Opportunisten

Abb.3 :

Abszisse: Lage der Schnittebene in % der Oesophaguslänge

Ordinate: Länge der Basalmembran des Oesophagus
(in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

schwarze Säulen: Arten mit Vertebraten-Nahrung, n=15

Punktraster: Arten mit Invertebraten-Nahrung, n=5

Strich: Standardabweichung

Abb.4 :

Abszisse: Lage der Schnittebene in % der Oesophaguslänge

Ordinate: Stärke der Ringmuskelschicht des Oesophagus
(in μ / $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

schwarze Säulen: Arten mit Vertebraten-Nahrung, n=15

Punktraster: Arten mit Invertebraten-Nahrung, n=5

Strich: Standardabweichung

Abb.5 :

Abszisse: Länge des Magens (in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

Ordinate: Breite des Magens (in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

Schwarze Rechtecke: Arten mit Invertebraten-Nahrung

Weisse Rechtecke: Arten mit Vertebraten-Nahrung

Kreuze: Opportunisten

Abb.6 :

Abszisse: Lage der Schnittebene in % der Magenlänge

Ordinate: Länge der Basalmembran des Magens
(in mm/ $3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

schwarze Säulen: Arten mit Vertebraten-Nahrung, n=15

Punktraster: Arten mit Invertebraten-Nahrung, n=5

Strich: Standardabweichung

Abb.7 :

Abszisse: Lage der Schnittebene in % der Magenlänge

Ordinate: Stärke der Ringmuskelschicht des Magens
(in $\mu/3\sqrt{\text{Körpergewicht in g}}$)

schwarze Säulen: Arten mit Vertebraten-Nahrung, n=15

Punktraster: Arten mit Invertebraten-Nahrung, n=5

Strich: Standardabweichung

Abb.8 :

Viscerale Anatomie bei einer weiblichen *Vipera ursinii*

Co: Colon, Da: Mitteldarm, G: Gallenblase, H: Herz, L: Leber, Ma: Magen,
rN: rechte Niere, lN: linke Niere, Oe: Oesophagus, rO: rechter Ovidukt, lO:
linker Ovidukt, Sp: Nahrungsspeicher, T: Trachea, Tl: Tracheallunge

Abb.9 :

Magen und kraniale Darmregion

a) *Iguana iguana* (Sauria)

b) *Vipera berus*

c) *Boa constrictor*

Da: Mitteldarm, Ma: Magen, Oe: Oesophagus, Pa: Pankreas, Sp: Speicher

Abb.10 :

Übergang Mitteldarm-Enddarm

a) *Xenopeltis unicolor*

b) *Elaphe guttata*

Bl: Dorsalcaecum, Co: Colon, Da: Mitteldarm, Sp: Speicher

Abb.11 :

Mitteldarm, *Acrochordus javanicus*

Da: Mitteldarm, Ma: Magen, Pa: Pankreas

Abb.12 :

Halbschematische Darstellung der Kloakenregion

a) *Vipera berus* (Männchen)

b) *Vipera berus* (Weibchen)

c) *Boa constrictor* (Männchen)

e) *Typhlops vermicularis* (Männchen)

Co: Colon, O: Oviduct, P: Proktodäum, Pa: Papille, U: Urodäum, Ur:
Urogenitaltrakt, Dreieckspfeil: Sphincter analis

Abb. 13 :

Schleimhautrelief der Pars cervicalis, *Eryx conicus*

Abb. 14 :
Schleimhautrelief des Mitteldarmes
a) *Typhlops vermicularis*
b) *Xenopeltis unicolor*
c) *Natrix maura*
d) *Acrochordus javanicus*

Abb. 15 :
Pars cervicalis, *Natrix maura*, REM
b: Öffnungen der Becherzellen, z: Zilien

Abb. 16 :
Übergang Speicher/Magen, *Vipera latasti*, REM
Ma: Magen, Sp: Speicher

Abb. 17 :
Oberflächenepithel Magen, *Boa constrictor*, REM
g: Magengrübchen (Foveolae gastricae)

Abb. 18 :
Oberflächenepithel Magen, *Natrix maura*, REM
g: Magengrübchen (Foveolae gastricae), die Pfeile zeigen auf
Drüsenöffnungen

Abb. 19 :
Oberflächenepithel Magen, *Cerastes vipera*, REM
g: Magengrübchen (Foveolae gastricae), h: hochprismatische Zellen

Abb. 20 :
Mitteldarm, *Elaphe longissima*, REM

Abb. 21 :
Pars cervicalis, *Vipera ursinii*, Hämalaun-Eosin-Färbung
b: Becherzellen, c: Zilienzellen

Abb. 22 :
Pars thoracica, *Typhlops vermicularis*, Hämalaun-Eosin-Färbung
a: abgeplattete Zelle, b: Becherzelle

Abb. 23 :
Speicher, *Xenopeltis unicolor*, PAS-Färbung
s: Schleimtheke

Abb. 24 :

Speicher, *Leptotyphlops macrorhynchus*, PAS-Färbung

s: Schleimtheke

Abb. 25 :

Magenfundus, *Tropidophis haetianus*, Hämalaun-Eosin-Färbung

h: Drüsenhals, t: Drüsentubulus

Abb. 26 :

Oberflächenepithel Magen, *Tropidophis haetianus*, Hämalaun-Eosin-Färbung

s: Schleimtheke

Abb. 27 :

Magenfundus, *Leptotyphlops macrorhynchus*, Hämalaun-Eosin-Färbung

a: alveoläre Magendrüse, s: Schleimtheke

Abb. 28 :

Magenfundus, *Vipera ursinii*, PAS-Färbung

Die Pfeile zeigen auf die Drüsenhäuse

Abb. 29 :

Magenfundus, *Leptotyphlops macrorhynchus*, PAS-Färbung

a: alveoläre Magendrüse, s: Schleimtheke

Abb. 30 :

Oberflächenepithel Magen, *Vipera ursinii*, PAS-Färbung

h: Drüsenhals, s: Schleimtheke

Abb. 31 :

Magenfundus, *Leptotyphlops macrorhynchus*, PAS-Färbung

s: dunkle seröse Zellen der Fundusdrüsen (bei PAS-Färbung hell)

Abb. 32 :

Magenfundus, *Typhlina bramina*, PAS-Färbung

m: helle muköse Zellen (bei PAS-Färbung dunkel), s: dunkle seröse Zellen (bei PAS-Färbung hell)

Abb. 33 :

Magenfundus, *Vipera ursinii*, Tryptophan-Färbung nach Adams

Abb. 34 :

Magenfundus, *Atractaspis bibroni*, Carboanhydrase-Färbung nach Häusler

Abb. 35 :

Mitteldarm, *Erpeton tentaculum*, Hämalaun-Eosin-Färbung
Die Pfeile weisen auf Becherzellen

Abb. 36 :

Colon, *Epicrates striatus*, PAS-Färbung
Die Pfeile weisen auf Becherzellen

Abb. 37 :

Urodäum, *Eryx conicus*, Hämalaun-Eosin-Färbung
P: Papille, u: Ureter, Ur: Urodäum

Abb. 38 :

Urodäum, *Imantodes cenchoa*, Hämalaun-Eosin-Färbung

Abb. 39 :

Urodäum, *Boa constrictor*, Hämalaun-Eosin-Färbung
s: Schleimtheken des Oberflächenepithels

Abb. 40 :

Proktodäum, *Cylindrophis rufus*, Hämalaun-Eosin-Färbung

Abb. 41 :

Hypothetischer Stammbaum der Schlangen, basierend auf den Merkmalen
des Verdauungstraktes

a: alveoläre Fundusdrüsen, h: verstärktes Oberflächenepithel im Magen und
im Speicher, kP: kugelig kompakter Pankreas, S: Schrägfalten, Z1, Z2:
Aufspaltung des Mitteldarmreliefs in Zotten

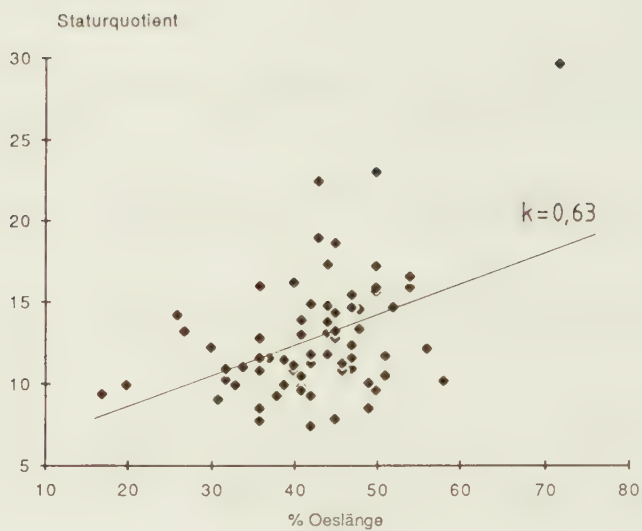


Abb. 1

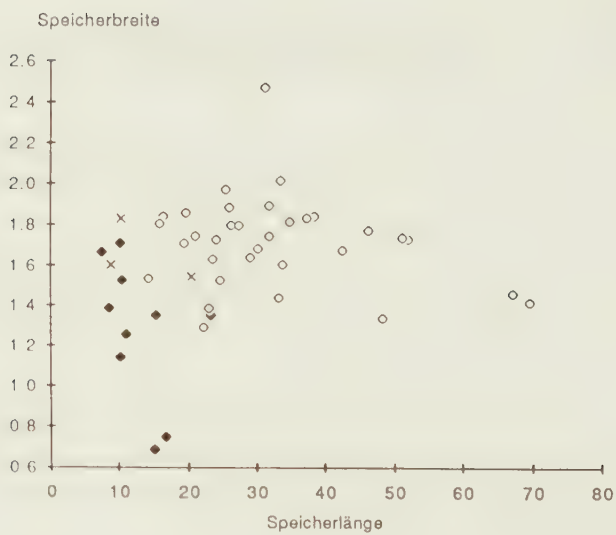


Abb. 2

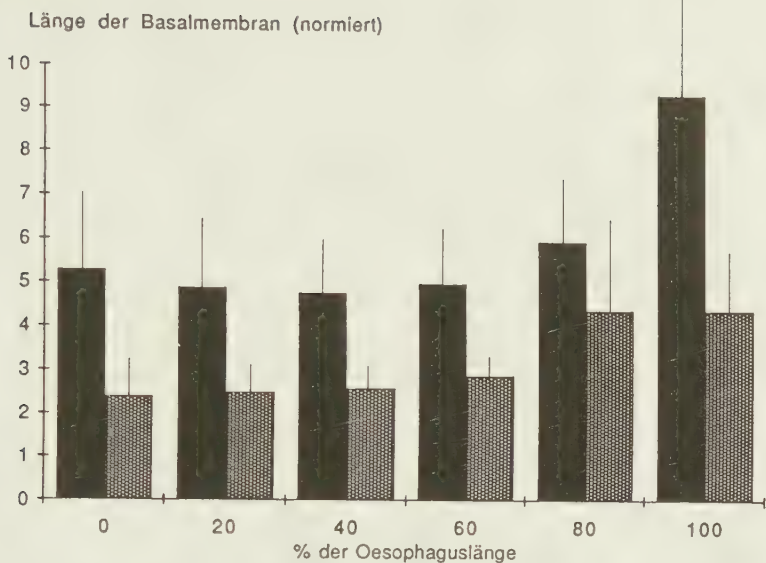


Abb.3

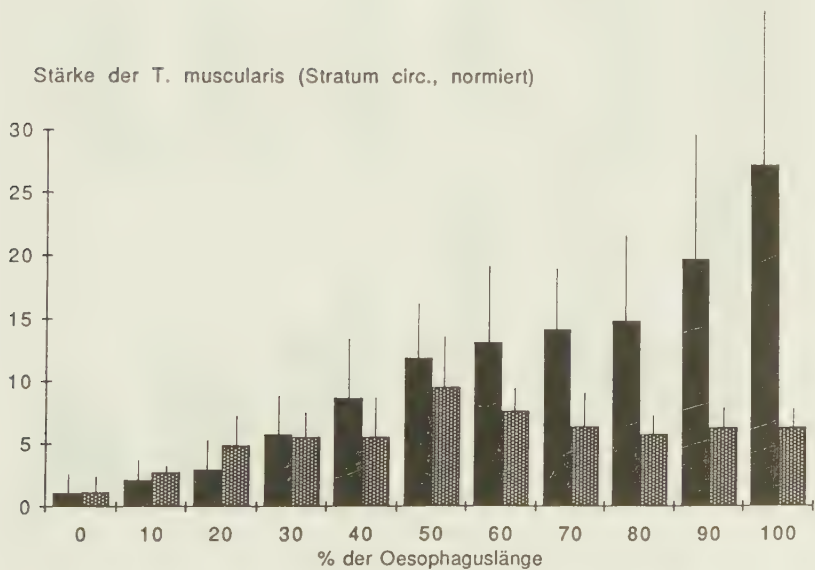


Abb.4

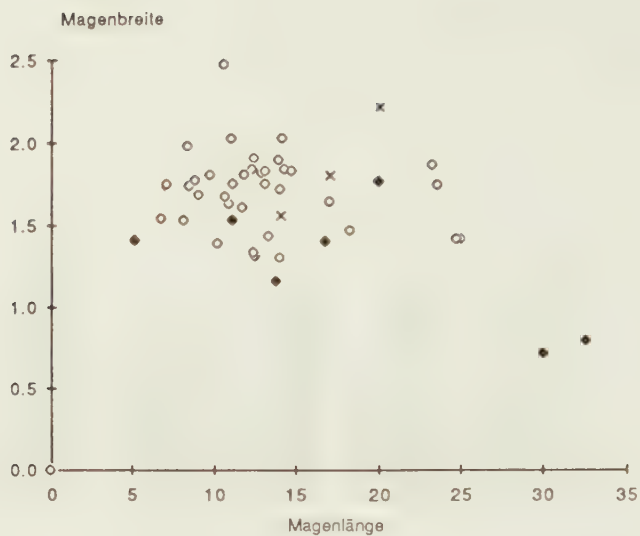


Abb. 5

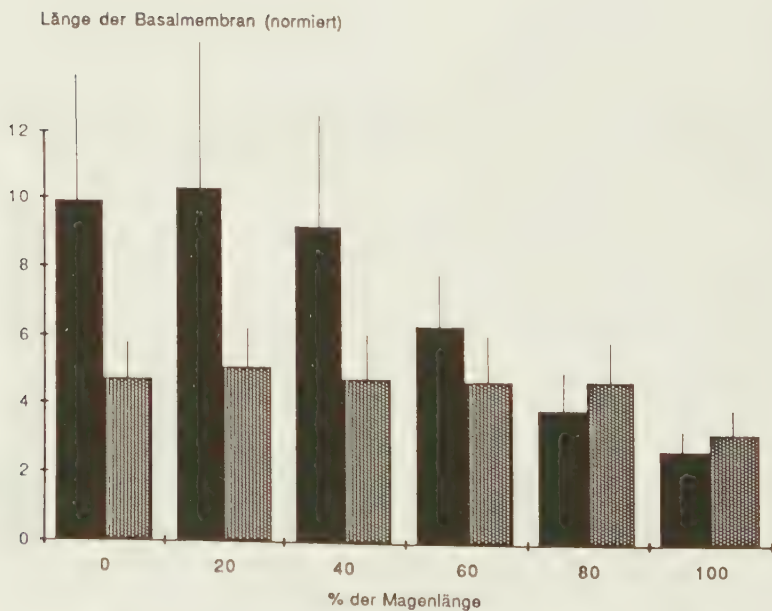


Abb. 6

Stärke der T. muscularis (Stratum circ., normiert)

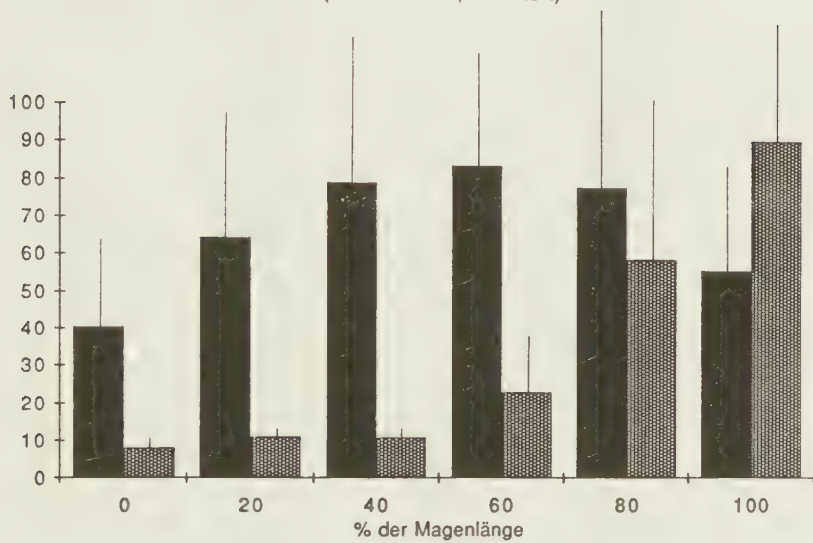


Abb.7

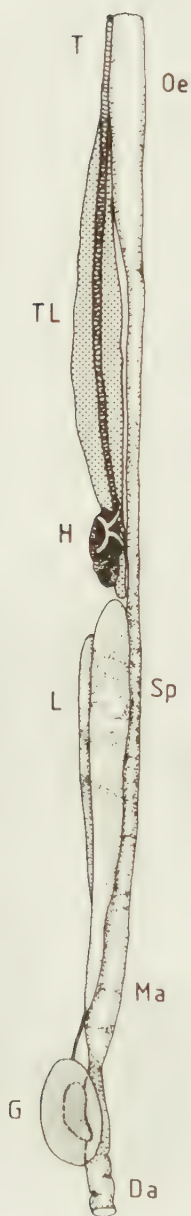
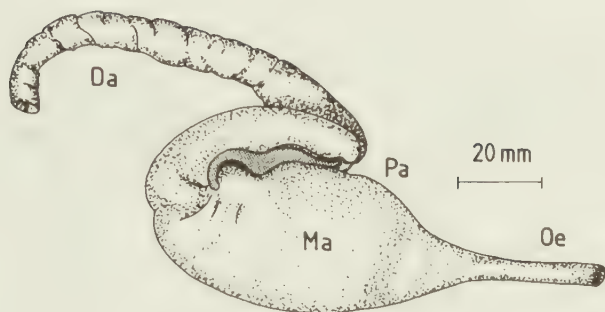


Abb. 8

a)



b)



c)

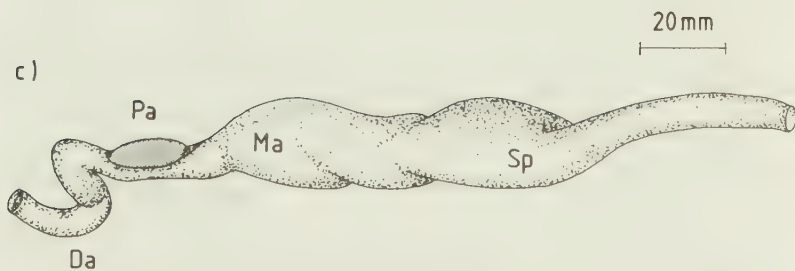


Abb. 9

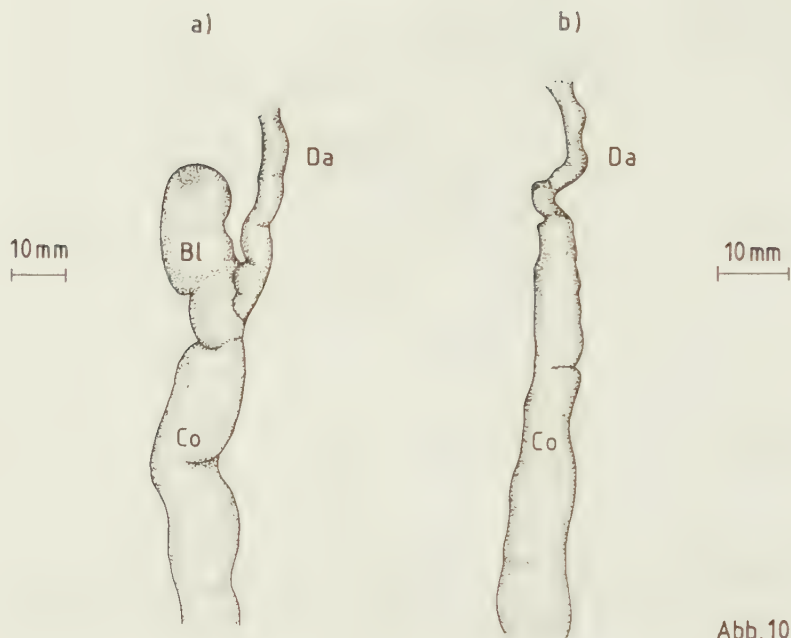


Abb. 10

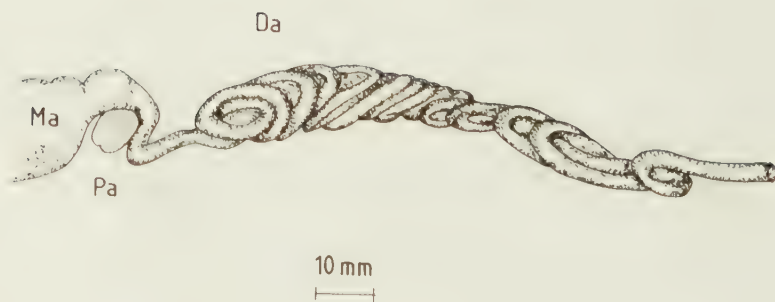


Abb. 11

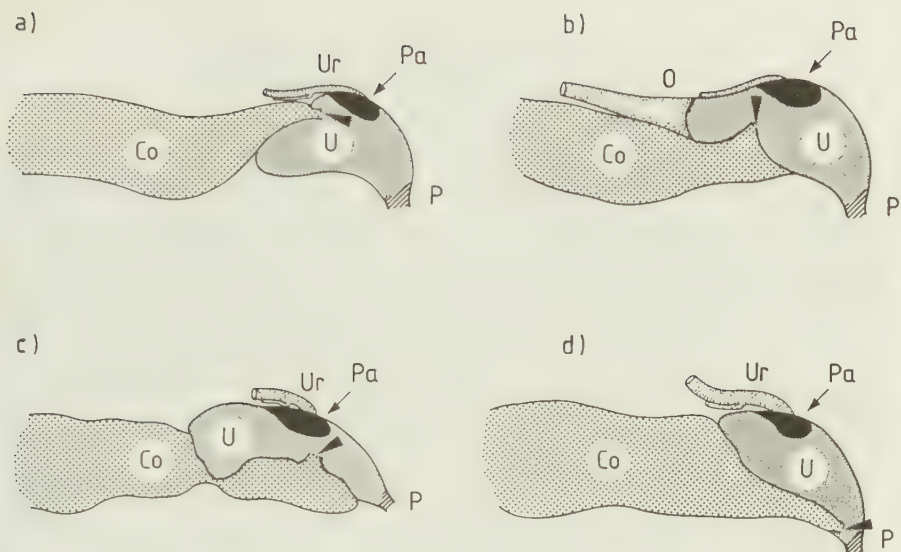
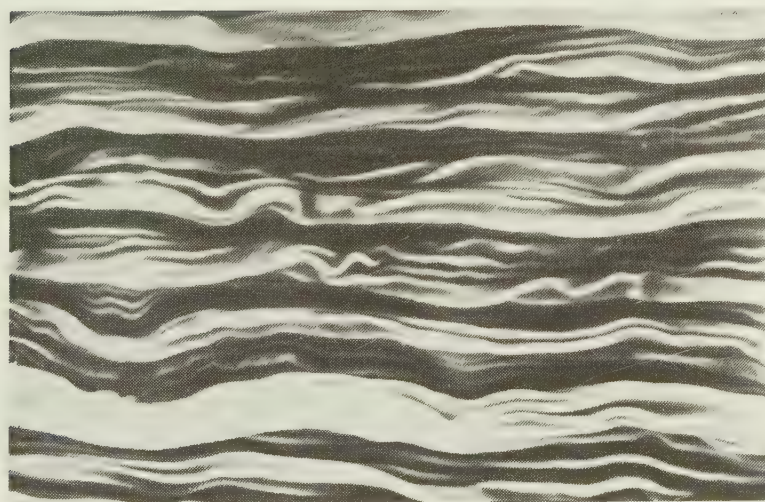


Abb. 12



200 μ

Abb. 13

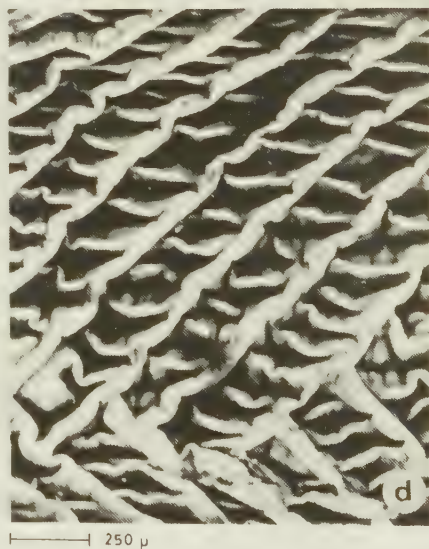
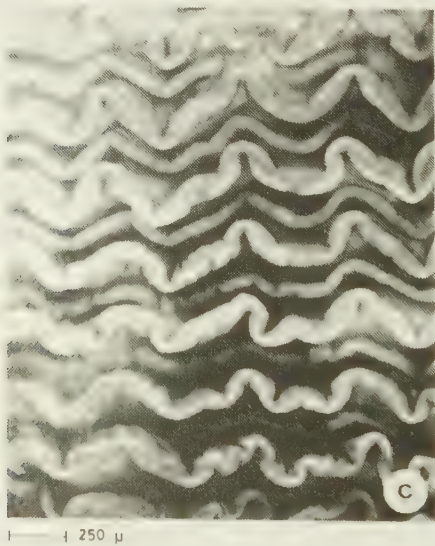
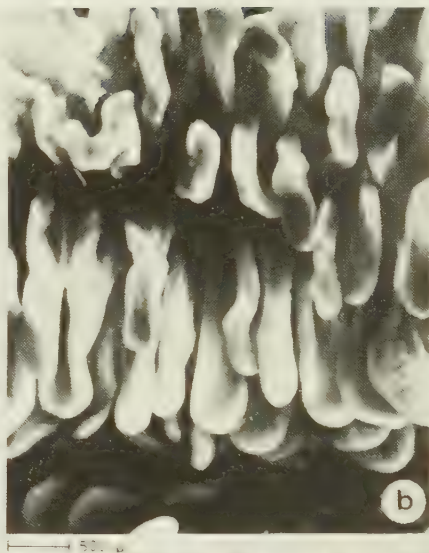
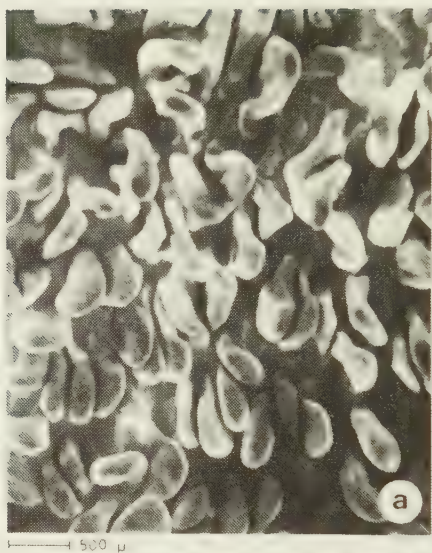


Abb.14



Abb. 15

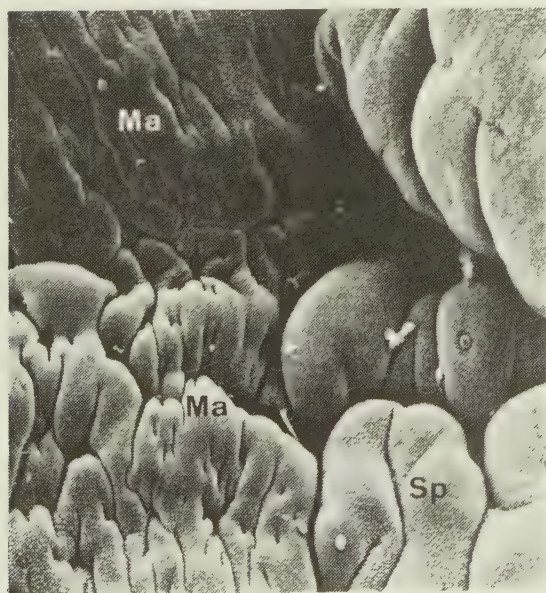
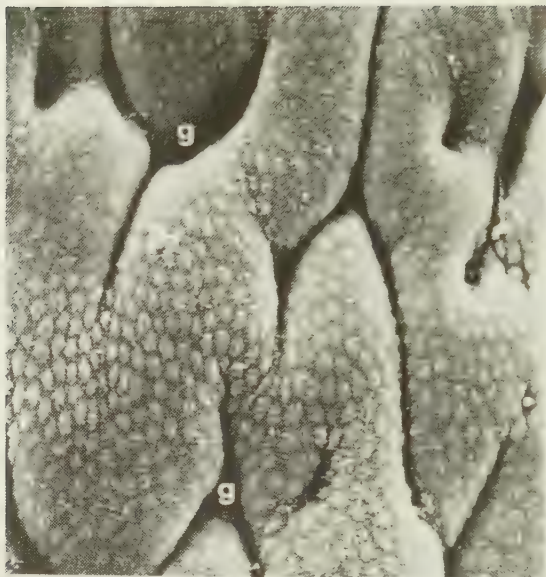
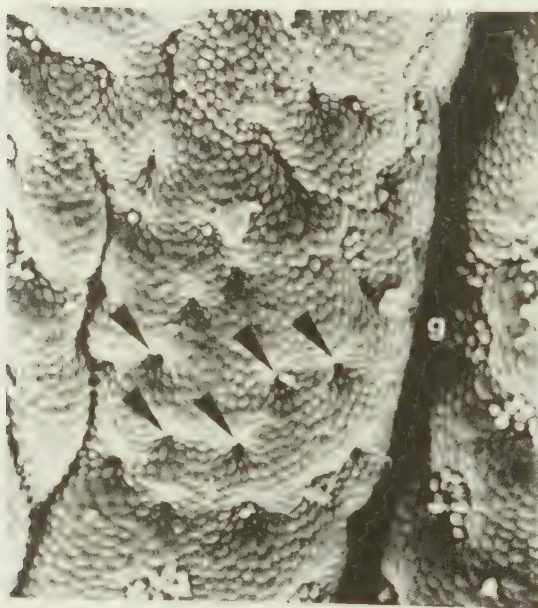


Abb.16



10 μ

Abb. 17



20 μ

Abb. 18

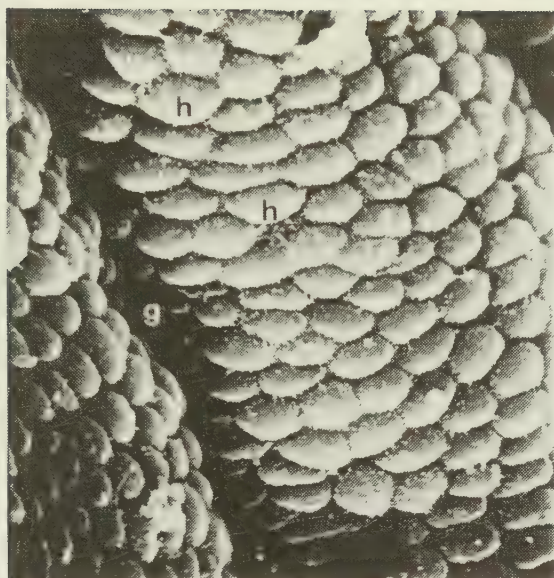


Abb.19

5 μ



Abb.20

50 μ

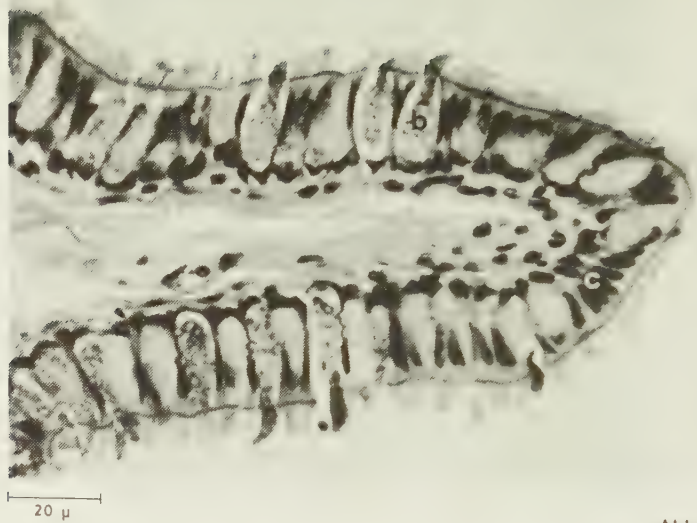


Abb. 21



Abb. 22

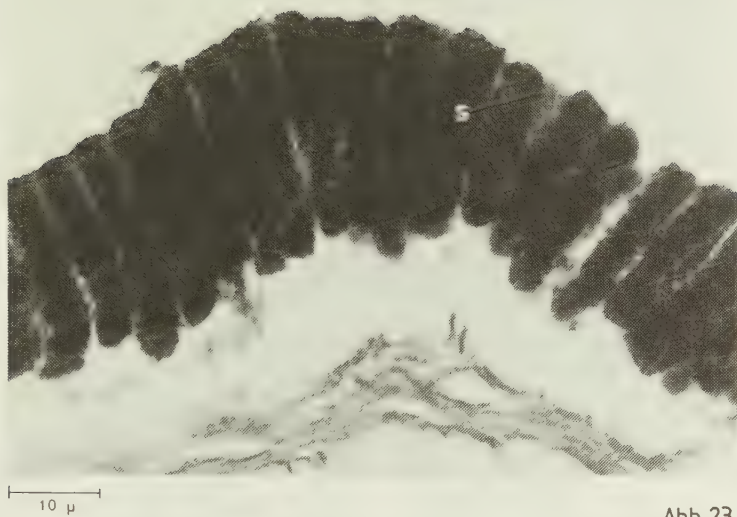


Abb. 23

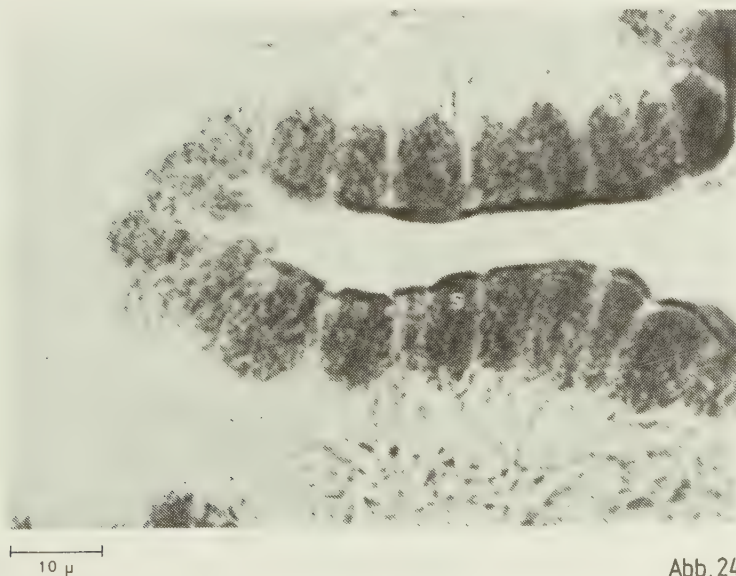


Abb. 24

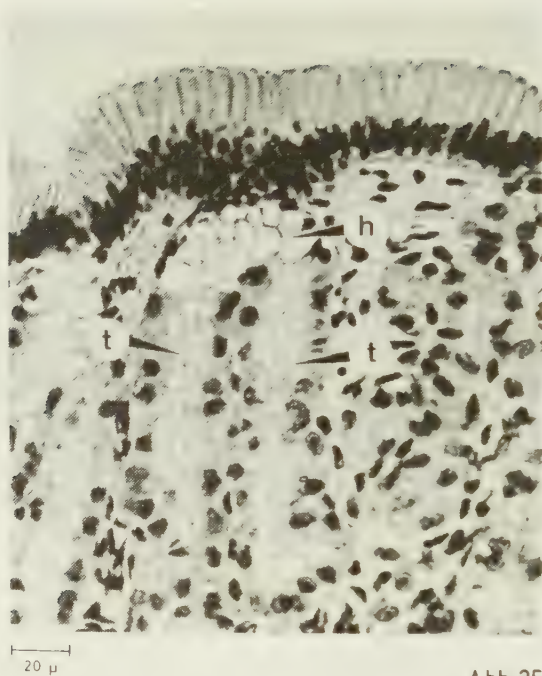


Abb. 25

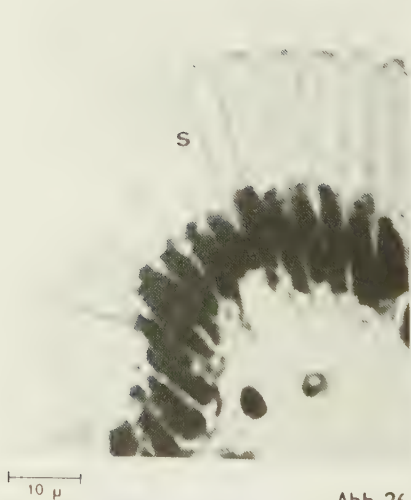


Abb. 26

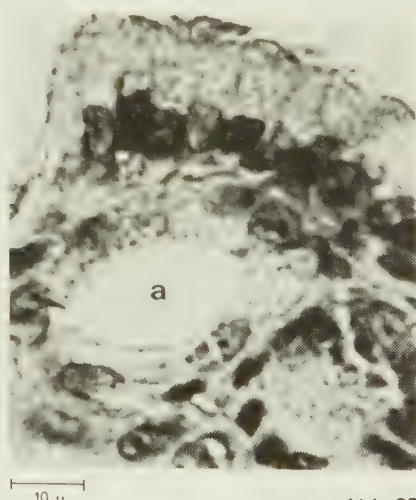
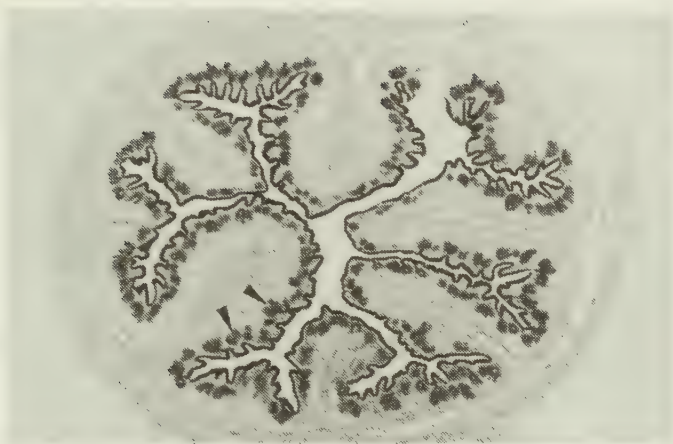
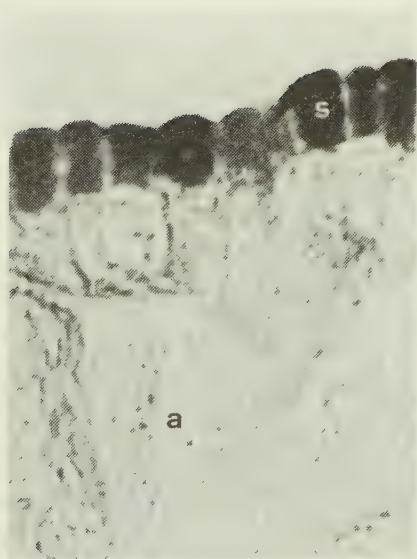


Abb. 27



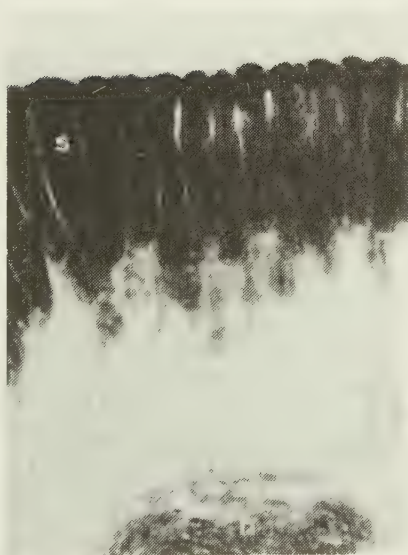
500 μ

Abb. 28



10 μ

Abb. 29



10 μ

Abb. 30

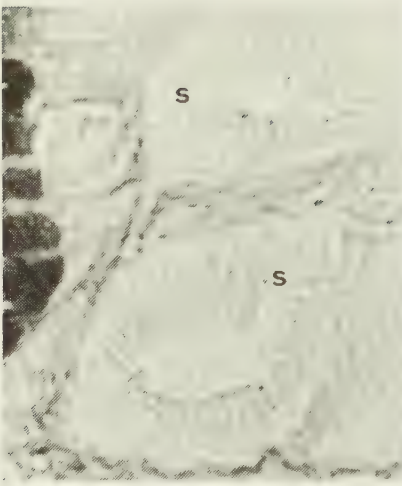


Abb. 31



Abb. 32

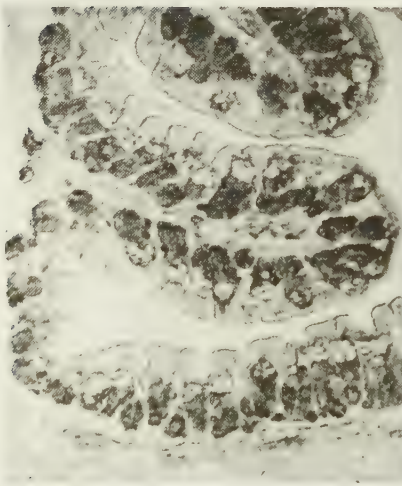


Abb. 33

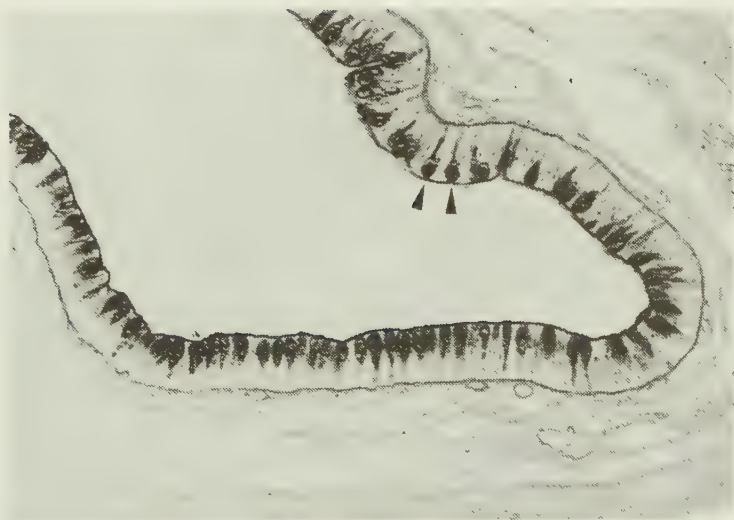


Abb. 34



20 μ

Abb. 35



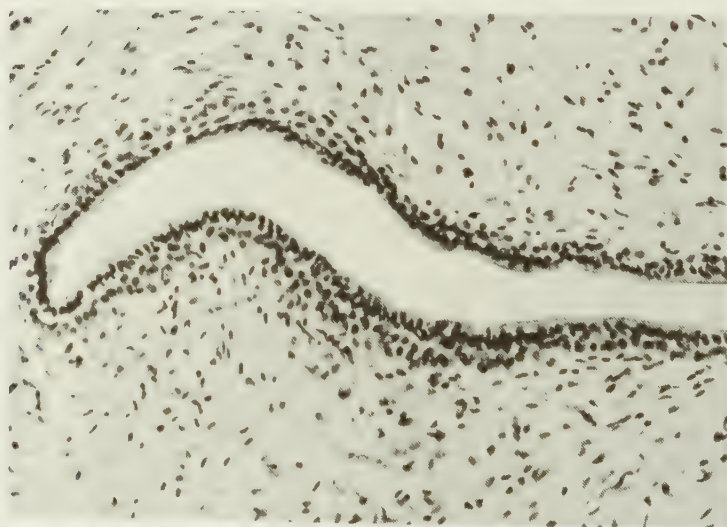
50 μ

Abb. 36



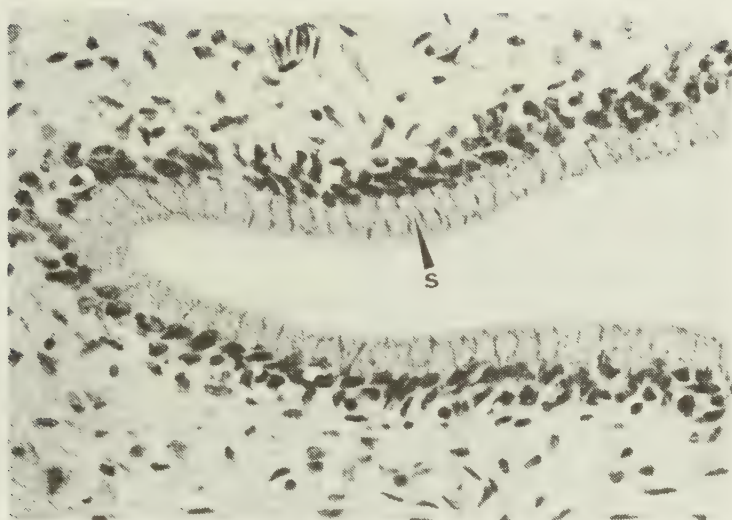
300 μ

Abb. 37



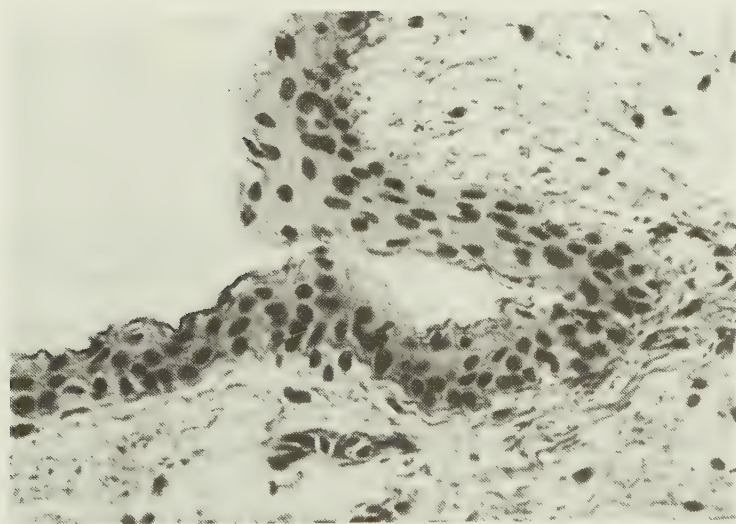
20 μ

Abb. 38



20 μ

Abb. 39



20 μ

Abb. 40

ALETHINOPHIDIA

SCOLECOPHIDIA



Curriculum vitae

von Herbert Walter Billing, geboren am 15. März 1952 in Zürich, Bürger von Flurlingen.

1959 - 1965	Primarschule Rapperswil
1965 - 1968	Sekundarschule Rapperswil
1968 - 1973	Neue Schule Zürich
1973	Maturität des Kt. Zürich, Typus C
1973 - 1979	Biologie-Studium an der Universität Zürich
1979	Diplom als Naturwissenschaftler der Philosophischen Fakultät II, mit dem Haupt- und Nebenfach Zoologie
1980 - 1986	Assistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich und zeitweise Lehrbeauftragter der Philosophischen Fakultät II
1980	Beginn der vorliegenden Dissertation unter Leitung von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler am Zoologischen Museum der Universität Zürich

Während des Studiums besuchte ich Vorlesungen und Kurse der folgenden Professoren und Dozenten :

G. Bächli, R. Bachofen, E. Batschelet, J. Biegert, M.A. Billeter, M. Birnstiel, E. Brun, H. Burla, P.S. Chen, P. Christen, C. Claude, C.D.K. Cook, A. Dübendorfer, C.H. Eugster, G. Haas, H.R. Hohl, R. Humbel, H. Jungen, E. Jungen-Hauschtek, J. Kägi, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, B. Nievergelt, R. Nöthiger, H.R. Oswald, D. Rast, H. Rieber, O. Rieppel, P. Tardent, D. Turner, H. Wanner, R. Wehner, C. Weissmann, V. Ziswiler.

